

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

Departamento de Zoología y Antropología Física



TESIS DOCTORAL

**Revisión Taxonómica y filogenia del género *Typhlocharis* Dieck, 1869
(Coleoptera: Carabidae: Trechinae: Anillini)**

MEMORIA PARA OPTAR AL GRADO DE DOCTOR

PRESENTADA POR

Sergio Pérez González

Director

Juan Mateo Pérez Zaballos

Madrid, 2017

©Sergio Pérez González, 2016

Revisión taxonómica y filogenia del género *Typhlocharis* Dieck, 1869 (Coleoptera: Carabidae: Trechinae: Anillini)

Sergio Pérez González

Tesis Doctoral 2016



Universidad Complutense de Madrid
Facultad de Ciencias Biológicas
Dpto. Zoología y Antropología Física



UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID

Facultad de Ciencias Biológicas
Departamento de Zoología y Antropología Física



TESIS DOCTORAL

**Revisión taxonómica y filogenia del género *Typhlocharis* Dieck,
1869 (Coleoptera: Carabidae: Trechinae: Anillini).**

MEMORIA PARA OPTAR AL GRADO DE DOCTOR

Presentada por:

Sergio Pérez González

Director

Juan Mateo Pérez Zaballos

Madrid, 2016

Esta Tesis Doctoral ha sido financiada por un contrato predoctoral de Personal Investigador en Formación concedido por la Universidad Complutense de Madrid (convocatoria BE43/11).

Además, algunos de los estudios realizados en este periodo han sido parcialmente financiados por:

- Proyecto CGL2010-16944 (Ministerio de Ciencia e Innovación. España)
- Proyecto GR35/10-A Grupo de Investigación 921632 (Santander-UCM)

D. JUAN MATEO PÉREZ ZABALLOS, Profesor Titular del Departamento de Zoología y Antropología Física de la Facultad de Ciencias Biológicas de la Universidad Complutense de Madrid, certifica:

Que la presente memoria de Tesis, titulada “Revisión taxonómica y filogenia de *Typhlocharis* Dieck, 1869 (Coleoptera: Carabidae: Trechidae: Anillini)” presentada por D. Sergio Pérez González para optar al Título de Doctor en Biología, ha sido realizada en el Departamento de Zoología y Antropología Física de la Facultad de Ciencias Biológicas de la Universidad Complutense de Madrid bajo mi dirección. Considerando que representa el trabajo de una Tesis Doctoral, autorizo su presentación a la Comisión de Doctorado de la Universidad Complutense de Madrid.

Y para que así conste, firmo el presente en Madrid, de septiembre de 2016

El doctorando

VºBº del director

Sergio Pérez González

Juan Mateo Pérez Zaballos

A Juan

AGRADECIMIENTOS

Esta Tesis no habría sido como es sin la colaboración y participación de tantas personas, a las que quedo profundamente agradecido.

En primer lugar, quiero dar las gracias a los proveedores de material para estudio. A los conservadores de todos los museos e instituciones que tan amablemente han consentido el préstamo o la cesión de material de colecciones o información de incalculable valor, Beuhla Garner y Max Barclay (NHM, Londres), Thierry Deuve y A. Taghavian (MNHN, París), Fritz Hieke[†] y Bernd Jaeger (MFNB, Berlín), Lutz Behne (DEI, Müncheberg), Mercedes París (MNCN, Madrid), Karla Schneider y Joachim Händel (ZSMLU, Halle), Gyózo Szél (HNHM, Budapest), Heinrich Schönmann (NM, Viena), Synda Boulahia (INAT, Túnez), Antonio Laborda y Luis Miguel Fernández (CZULE, León), Giulio Cuccodoro (MHNG, Ginebra), Dejan Kulijer (NMBH, Bosnia). A los recolectores cuyos ejemplares han acabado formando parte de este trabajo: J. Arribas, A. Castro, A. Faille y C. Hernando. En el plano técnico, agradezco a Pedro Robredo (CNME, Madrid) y Tomasz Goral (NHM, Londres) su asistencia en microscopía electrónica.

En segundo lugar, a los colegas entomólogos que han enriquecido nuestro trabajo de un modo u otro con sus aportaciones y respuestas a consultas entomológicas: Paolo Magrini (gracias de nuevo por los *T. fancellói*), David Wrase, Jon Cooter, Joachim Schmidt, Pier Mauro Giachino, José Serrano, David Maddison, Igor Sokolov, Petr Bullirsch, Javier Fresneda y Carles Aguiar. Mención especial a Artur Serrano que en varias ocasiones ha prestado material de su colección, sin cuya colaboración no se habrían podido completar las redescripciones de las especies portuguesas.

A continuación, a todos aquellos que han ido o están más allá del plano académico. Las campañas de campo han proporcionado momentos inolvidables y Jose Luis Lencina, Ildefonso Ruiz-Tapiador y Samir Ghannem, han contribuido ampliamente a ello. Sin olvidar, por supuesto, a Olegario del Junco, una de esas personas que dejan una huella imborrable y del que solo puedo decir: es un privilegio haberte conocido.

A Alfried Vogler le agradezco la oportunidad de haber estado en el NHM de Londres haciendo las estancias breves. Y a toda la gente que conocí allí: Ben, Belén, Beulah, Marios, Malda, Enrico, Michael, Alex, Kirsten, Hannah, Andie, Thijmen, Blanca, Andie, Nadia, Arturo, gracias por hacer de Londres un segundo hogar. Y por la Beetlebrau!

A Carmelo y Paula, por ser como sois. Mucho ánimo en esta nueva etapa, el pequeño Olmo no podría tener mejores padres.

El día a día en la Facultad no habría sido igual sin Edu, Loli, Lola, Luis, Meki, Ángeles, Víctor, Paddy, Pura, Raimundo y Chema. Tampoco sin Fer, Nuria, Irene, Marisa, Joaquín, Ana, Elena, Elena, María e Isabel. O Bea, África y especialmente Esther, aunque os hayáis incorporado a última hora. Y Jacinto, inagotable consejero, gracias por tantas sobremesas llenas de disciplina, cafés y libros. Fuera de la facultad, a Roberto y Escudero, con los que se avecina un año curioso. A Julia.

Finalmente, mi familia: a mis padres, Froilán y Piedad, a mi hermana Mayte y a Ástor. Por todo.

Y por supuesto, a Juan. Hace ya 10 años del día que entré en un aula para quedarme estupefacto viendo cómo “el profesor” acababa la primera clase con un vídeo del documental “Caminando Entre Las Bestias” (que me sabía de memoria a base de haberlo visto una y otra vez). “Esto pinta bien”, pensé. Y así fue. Desde entonces no has hecho más que enseñarme y te has convertido en mucho más que un maestro.

Esta Tesis es tuya.



“et voici, le boîte avec les petites bijoux...”
 (“y aquí, la caja de las pequeñas joyas...”)

-CLAUDE JEANNE

ÍNDICE

Abstract	i
Resumen	v
1. Introducción	1
1.1. Contexto zoológico: Carabidae	2
1.2. Género <i>Typhlocharis</i> Dieck, 1869	3
1.3. Antecedentes históricos del género	4
1.4. Antecedentes en la sistemática de <i>Typhlocharis</i> y filogenia en Anillini	10
1.5. El medio endógeo.....	14
1.5.1. Estructura física del suelo	14
1.5.2. Condiciones del medio endógeo.....	15
1.5.3. Los Carábidos y el medio endógeo	16
1.6. Biología de <i>Typhlocharis</i>	17
1.6.1. El hábitat de <i>Typhlocharis</i>	17
1.6.2. Distribución y biogeografía.....	19
1.6.3. Origen e historia evolutiva del género.....	20
1.6.4. Ciclo vital.....	21
Objetivos	23
2. Material y Métodos	25
2.1. Material estudiado.....	25
2.2. Tratamiento de los ejemplares	30
2.3. Protocolos moleculares	33
2.4. Filogenia	35
2.5. Criterios de identificación y decisiones taxonómicas	40
RESULTADOS	
3. Morfología	45
3.1. Antecedentes	45
3.2. Morfología larvaria	46
3.3. Morfología del imago.....	47
3.3.1. Cabeza	47
3.3.2. Tórax	56
3.3.3. Abdomen	72
3.3.4. Genitalia	77
4. Descripciones	89
4.1. Consideraciones previas.....	89
<i>Typhlocharis silvanoides</i>	91
<i>Typhlocharis baetica</i>	94
<i>Typhlocharis diecki</i>	98
<i>Typhlocharis simoni</i>	101
<i>Typhlocharis santschii</i>	102
<i>Typhlocharis armata</i>	105
<i>Typhlocharis quadridentata</i>	108
<i>Typhlocharis algarvensis</i>	112
<i>Typhlocharis besucheti</i>	115
<i>Typhlocharis outerelei</i>	118
<i>Typhlocharis belenae</i>	121
<i>Typhlocharis intermedia</i>	125
<i>Typhlocharis pacensis</i>	128
<i>Typhlocharis toribioi</i>	131
<i>Typhlocharis carpetana</i>	134
<i>Typhlocharis jeannei</i>	138
<i>Typhlocharis portilloi</i>	141
<i>Typhlocharis gomezi</i>	145
<i>Typhlocharis wrasei</i>	148

<i>Typhlocharis hiekei</i>	151
<i>Typhlocharis carmenae</i>	154
<i>Typhlocharis farinosae</i>	158
<i>Typhlocharis atienzai</i>	161
<i>Typhlocharis estrellae</i>	164
<i>Typhlocharis bullaquensis</i>	168
<i>Typhlocharis monastica</i>	171
<i>Typhlocharis peregrina</i>	174
<i>Typhlocharis navarica</i>	178
<i>Typhlocharis bazi</i>	181
<i>Typhlocharis fancelloi</i>	184
<i>Typhlocharis laurentii</i>	187
<i>Typhlocharis singularis</i>	190
<i>Typhlocharis aguirrei</i>	193
<i>Typhlocharis furnayulensis</i>	196
<i>Typhlocharis millenaria</i>	199
<i>Typhlocharis matiasi</i>	202
<i>Typhlocharis sarria</i>	205
<i>Typhlocharis elenae</i>	208
<i>Typhlocharis gomesalvesi</i>	211
<i>Typhlocharis gonzaloi</i>	214
<i>Typhlocharis passosi</i>	217
<i>Typhlocharis fozcoaensis</i>	220
<i>Typhlocharis carinata</i>	223
<i>Typhlocharis paulinoi</i>	226
<i>Typhlocharis bivari</i>	229
<i>Typhlocharis lunai</i>	233
<i>Typhlocharis martini</i>	236
<i>Typhlocharis rochapitei</i>	239
<i>Typhlocharis crespai</i>	242
<i>Typhlocharis toletana</i>	246
<i>Typhlocharis josabelae</i>	249
<i>Typhlocharis deferreri</i>	252
<i>Typhlocharis prima</i>	255
<i>Typhlocharis secunda</i>	258
<i>Typhlocharis tertia</i>	261
<i>Typhlocharis quarta</i>	264
<i>Typhlocharis baeturica</i>	267
<i>Typhlocharis scrofa</i>	270
<i>Typhlocharis tetramera</i>	273
<i>Typhlocharis acutangula</i>	276
<i>Typhlocharis mixta</i>	279
<i>Typhlocharis zaballosi</i> (Cabril)	282
<i>Typhlocharis zaballosi</i> (Peso da Régua)	285
<i>Typhlocharis coenobita</i> n.sp.	288
<i>Typhlocharis daemoniaca</i> n.sp.	292
<i>Typhlocharis amara</i> n.sp.	295

5. Filogenia	299
5.1. Consideraciones previas	299
5.2. Filogenia molecular	299
5.2.1. GMYC y delimitación de especies	300
5.2.2. Calibrado y datación	302
5.3. Filogenia morfológica	304
5.3.1. Caracteres morfológicos utilizados	304
5.3.2. Filogenia	304
5.4. Filogenia de evidencia total: combinación de datos moleculares y morfológicos	306
5.5. Análisis de la señal filogenética y reconstrucción de caracteres	308
5.6. Resumen de los clados	310

DISCUSIÓN

6. Sistemática	319
6.1. Origen de <i>Typhlocharis</i>	319
6.2. Diversidad de <i>Typhlocharis</i>	320
6.3. Implicaciones taxonómicas	321
6.3.1. Grupos de especies y clados obtenidos: implicaciones taxonómicas	321
6.3.2. Caracteres taxonómicos de los grupos de especies	322
6.3.3. Caracteres taxonómicos con señal filogenética	327
6.4. Nueva propuesta taxonómica	332
6.5. Clave de identificación de géneros	334
7. <i>Lusotyphlus</i> gen. nov.	335
<i>Lusotyphlus</i> gen. nov.	335
7.1. Clave de identificación de <i>Lusotyphlus</i> gen. nov.	338
8. <i>Typhlocharis</i> comb. nov.	339
<i>Typhlocharis</i> comb. nov.	339
8.1. Clave de identificación de <i>Typhlocharis</i> comb. nov.	344
9. <i>Microcharidius</i> comb. nov.	347
<i>Microcharidius</i> comb. nov.	347
Clado <i>gomezi</i>	349
Clado <i>quadridentatus</i>	350
Clado <i>diecki</i>	352
Clado <i>outereloi</i>	352
Clado <i>monasticus</i>	353
Clado <i>belenae</i>	354
9.1. Clave de identificación del género <i>Microcharidius</i> comb. nov.	356

BIOLOGÍA

10. Biogeografía y distribución	365
10.1. Sobre el rendimiento de los muestreos	365
10.2. Área de distribución conocida	366
10.3. Patrones biogeográficos	366
11. Sobre la biología del grupo	373
11.1. Variabilidad intraespecífica	373
11.2. Teratologías	374
11.3. Variación intrasexual: machos polimórficos	376
11.4. Infestaciones de ectoparásitos: Laboulbeniales	378
11.5. Experimentos de mantenimiento en cautividad	379
11.6. Comentarios ecológicos	384

Conclusiones	391
---------------------------	------------

Bibliografía	395
---------------------------	------------

APÉNDICES

Apéndice I: Localidades y Material estudiado

Tabla I

Tabla II

Apéndice II: Suplementos de la Filogenia

II.I. Listado de caracteres morfológicos empleados en la matriz.

II.II. Matriz morfológica.

II.III. Tablas suplementarias

II.IV. Árboles suplementarios

II.V. Láminas de evolución de los caracteres

Apéndice III: Artículos publicados

Abstract

Introduction

Typhlocharis Dieck, 1869 in the most diverse genus of endogean carabid of the Mediterranean region. Endemic to the Western Palaearctic, it is distributed through the Iberian peninsula (Spain and Portugal) and north Africa (Morocco and Tunisia). It belongs to the tribe Anillini (Insecta, Coleoptera, Carabidae, Trechinae, Anillini) that, with approximately 530 species of litter-, soil- and cave-dwelling beetles, is the lineage of carabids most specialized in exploiting endogean and subterranean environments. Currently, there are 62 described species of *Typhlocharis*, all of them characterized by multiple adaptations to the endogean environment, such as tiny size (between 0.9 mm and 2.9 mm), lack of pigmentation, apterism, anophthalmia or a well developed system of long sensorial setae, especially those of the lateral margins of elytra, known as umbilicate series.

The morphology of the genus is, at the same time, very conservative and highly diversified. The entire group share a very singular shape within Carabidae, with stout, depressed rectangular bodies, short limbs and a quadrangular pronotum that allows an easy distinction of *Typhlocharis* from any other Anillini. The female genitalia is variable and characterized by the shape of gonocoxites, tubular and weakly sclerotized in the majority of species, instead of the robust unguiform shape seen in virtually all other carabids, but only in four species of *Typhlocharis*.

The study of the genus started in 1869 with the work of the german botanist and entomologist Georg Dieck. In the last 30 years, the majority of the currently known species have been described and there is a trend toward more detailed descriptions. To facilitate the study of new species, the genus was organized in species groups, defined by certain key morphological features, with emphasis in the pattern of setae of umbilicate series as distinguishing character. The validity of these species groups as systematic entities have been criticized but they are effective taxonomic tools to manage the knowledge of the genus and offer a good starting point to new phylogenetic hypothesis.

Until now, there is no phylogenetic hypothesis about Anillini that resolves relations at species level combining both morphologic and molecular information, despite this type of approximation has been successfully applied to other coleopterans. The diversity and complexity of the genus, as well as the large amount of available information makes *Typhlocharis* an ideal candidate to test the first phylogenetic hypothesis using total evidence in an endogean carabid.

The biology of *Typhlocharis* is still largely unknown. Within the edaphic environment, it inhabits the soil horizons A and B and it is frequently captured under large boulders embedded in the soil and in slopes. This environment imposes very specific conditions: permanent darkness, spatial limitations and overall, a greater stability to ambient fluctuations (temperature, humidity) than the surface. The vegetation associated to the locations where *Typhlocharis* is present is diverse, with predominance of Mediterranean forest formations (holm oak, cork oak or olive trees). They can be found in open areas with herbaceous vegetation (pastures, thistle prairies and open field) as well as in bushland areas and forest more or less densely covered (forest, dehesas).

There is evidence from other Anillini that suggest a predatory role in the edaphic environments. The life cycle is also unknown, there is no information about the duration, the eggs or the pupae and only one larval stage has been registered.

Locally, certain species can be extremely abundant and it is not rare that two or more species live together in the same location, frequently with strong differences in size and shape of the genitalia, implying mechanisms to avoid interspecific competition. This suggests an important ecological role, but there is very few information available about the effect of the environmental conditions in the populations. The humidity seems to determine the presence of *Typhlocharis* and they are able to survive completely submerged in water for long periods. The tiny size and body proportions lead to assume a limited dispersal ability for these animals and it would be expected a high degree of micro-endemicity with allopatric speciation. However, several species and species groups show large distributions (ranging thousands of km² for animals about 1 mm in length) and waterborne dispersal

mechanisms have been suggested to explain this apparent contradiction. Also, there are some described cases of species with vicariant distribution in the Gibraltar Strait.

Different estimations of the origin of *Typhlocharis* have been proposed, between Late Cretaceous/ Early Paleocene to Late Oligocene (65-30 m.a). The distribution of the species is suggestive of three evolutionary trends: a lineage linked to the Baetic-Riffian massif, with larger size and less strict adaptations to the endogean life; another linked to the Lusitanian massif, smaller and better adapted to the endogean life, and another one, associated to the Numidian massif.

Main Objective

The complexity in the study of the genus *Typhlocharis* has increased greatly in recent years, reaching a point that makes necessary a phylogenetic approach to the internal systematics of the group. The growing amount of morphological characters incorporated to the knowledge of the genus also is in need of a revision and evaluation. This Thesis is conceived from this context and its main objective is to offer a revision of the taxonomy of *Typhlocharis* and propose phylogenetic hypotheses to establish a new systematic based in natural groups. To reach this aim, different subobjectives were defined, summarized as:

- To gather material from collections and collect new specimens.
- To study and describe in detail the morphology of the genus.
- To standardize the criteria for the studies and to facilitate the comparison between species.
- To update the descriptions of the species.
- To identify all the gathered material and to describe new species.
- To increase the data about the geographic distribution of the genus.
- To obtain phylogenetic hypotheses based in molecular, morphological and total evidence data.
- To identify morphological characters with phylogenetic signal and their evolution within the genus.
- To test the validity of the established species groups.
- To propose a new internal systematic based in the obtained results.
- To provide new information about the evolutionary history of the genus.
- To provide new insights about the biology of the genus.

Main Contributions

Morphology

A detailed study of the morphology in more than 3000 specimens of *Typhlocharis*, using optic and scanning microscopy, allowed to find new features in the genus and properly evaluate other features previously described, but not considered as taxonomic tools. The results are shown organized in the different body regions: head, thorax, abdomen and male and female genitalia. From the head, the following structures are described: cephalic capsule, stridulatory organ, semilunar depression, labrum, clypeus, antennae, mandibles, labium, ligula and basilar. From the thorax: pronotum, prosternum, mesothorax and metathorax, elytral complex and limbs. The elytral complex includes several novelties: the rail and the apical lunae are described, and the apical denticles, elytral pores, transversal scutellar organ, buttonholes and chaetotaxy are re-evaluated. In the limbs, the variability in coxae, trochanters, femora, tibiae and tarsi are described. From the abdomen: intermetacoxal space, ventral tubercles, ventral foveae, abdominal belt, presence of notches in the last ventrite and chaetotaxy. A formula to standardize the description of chaetotaxy arranged in rows is provided. From the genitalia: aedeagus, parameres and ring sclerite from males and female genital complex, which includes gonocoxites, gonosubcoxites, spermathecal complex and tergite VIII, the latter not previously described.

From these results, a morphological matrix was designed, with 92 characters used in the phylogenetic analyses.

Taxonomy

With the re-evaluation of the morphological characters, it was possible to re-describe precisely the 61 species of *Typhlocharis* currently considered valid. Within them, ten has been new species to science published during the elaboration of this work and three more, under publication, are described here. *T. simoni* is the only species excluded from this study, given the impossibility to find the original type specimens and remains as *incertae sedis*.

The descriptions follow the same format, including: name of the species, list of references with relevant taxonomic information (descriptions and catalogues), *locus typicus*, studied material, diagnosis, *in extensor* description and an illustrated plate with the *habitus* and genitalia. The aim of this format is to standardize the available information and facilitate the comparison between species.

Phylogeny and Systematics

Phylogenetic hypotheses from molecular data, morphological data and total evidence have been obtained. The species delimitation is given to the new, undescribed populations found during this study, based on GMYC analyses and morphological studies. The molecular phylogeny allowed calibrating the tree and estimate the age of the group. With the morphological matrix, the phylogenetic signal of the characters and their possible evolution were evaluated.

The results of the phylogenetic analyses are coherent and constantly recover several well supported clades: five of them are recovered in all the analyses and three more are recovered in the analyses of molecular data and total evidence. The basal relationships between the clades are unstable in the different analyses and are unresolved, but the majority of analyses suggest an early split in two main lineages. The character reconstruction indicates that homoplasy is common in the group. However, the eight clades are well characterized morphologically and their apomorphies are described.

The results support the hypothesis of an old origin for the group, around Late Cretaceous, and suggest that a large portion of the diversity in *Typhlocharis* remains unknown.

The established species group do not adjust well to the clades recovered and the characters used to define them, such as the umbilicate series or the apical denticles of elytra do not show strong phylogenetic signal. Concerning the evolution of the singular female genitalia of the group, the results suggest that tubular shaped gonocoxites may have evolved more than once independently from unguiform gonocoxites, still retained in certain species. Within the novel characters evaluated in this work, the antennae, pronotum, prosternal apophysis, several elytral structures, the last ventrite and the genitalia in both sexes show strong phylogenetic signal and stands out as taxonomic tools.

Considering all of these, a new internal systematic of the group is proposed, and *Typhlocharis* splits in three distinct genera: *Lusotyphlus* **gen. nov.**, *Typhlocharis* **comb. nov.** and *Microcharidius* **comb. nov.**, the latter including six species groups.

Biogeography

Typhlocharina seems to be the most common subtribe of Anillini in the Iberian Peninsula. The new samplings virtually duplicated the number of locations with known presence of Typhlocharina, including the first records for the provinces of Huelva, Sevilla, Huesca, Tarragona and Cuenca.

New evidences of species with broad distributions have been found, suggesting this fact is more common than previously considered for the group. The collected data indicates that dispersal in these animals is influenced by the random motion of the populations for a long time as well as external

mechanisms. The hidrochory (waterborne dispersal) is coherent with the available data and some clades show distributions that correlate well to hydrographic basins. The hypothesis of evolutionary trends associated to old geologic massifs is also supported by the results and the different clades correlate well to the Betic-Riffian, Lusitanian and Numidic massifs. In *Microcharidius* **comb. nov.** there is a pattern of Eastern-Western distribution patterns in the different clades, which could be explained by geological events. Some species with atypical distributions suggest that transoceanic dispersal or human influence in historic times could not be dismissed.

Biology

Along this work, several data have been accumulated that enrich the scarce available knowledge about the biology of Typhlocharina and allows confirmation of several experiments already done on this field. The information obtained from the samplings and the exam of a large number of specimens were very valuable to evaluate the intraspecific variability in several populations, the coexistence of different species or the punctual abundance of specimens. The first case of intrasexual variability in Typhlocharina, polymorphic males, is given. The abundance and diversity of the group suggest a potentially important ecologic role, still unknown, that in certain locations represent a vast percentage of the recovered endogean fauna. Also, several cases of teratologies and infestations by parasitic fungi (Laboulbeniales) have been found.

The capture of live specimens allowed setting preliminary experiments of captive maintenance. This cleared some aspects of their biology and, within the results, there are the maximum longevity rate recorded in a captive Anillini and the first direct observations of social interaction, predation and cannibalism. It has been demonstrated that some species have the ability to survive submerged in salt water for a few days, which have potential implications in the dispersal mechanisms of these animals. Finally, some comments on the ecology are provided, about phenology, abundance, cases of syntopic species found during this work and an updated summary of the knowledges about the life cycle.

Resumen

Introducción

Typhlocharis Dieck, 1869 es el género de carábidos endógeos más diverso de la región Mediterránea. Endémico del Paleártico Occidental, su distribución se extiende por la península Ibérica (España y Portugal) y norte de África (Marruecos y Túnez). Pertenece a la tribu Anillini (Insecta, Coleoptera, Carabidae, Trechinae, Anillini) que, con aproximadamente 530 especies de coleópteros humícolas, endógeos e hipógeos, es el linaje de carábidos más especializado en los medios endógeos y subterráneos. Actualmente se reconocen 62 especies descritas de *Typhlocharis*; todas ellas caracterizadas por múltiples adaptaciones al medio endógeo, como su pequeño tamaño (entre 0,9 mm y 2,9 mm), falta de pigmentación, apterismo, anoftalmia o un gran desarrollo de setas sensoriales, en especial aquellas de la serie umbilicada, en los laterales de los élitros.

La morfología del género es, al mismo tiempo, muy homogénea y muy diversa. Todo el grupo comparte un aspecto muy particular dentro de Carabidae, con un cuerpo robusto, alargado y deprimido, de forma más o menos rectangular, patas cortas, y un pronoto cuadrangular que permite distinguir fácilmente a *Typhlocharis* de cualquier otro Anillini. La genitalia femenina es variable y se caracteriza por la forma de los gonocoxitos, tubulares y poco esclerotizados en la mayoría de especies, en vez de la forma robusta y unguiforme presente en prácticamente todos los demás carábidos, pero sólo en cuatro especies de *Typhlocharis*.

El estudio de este género se inició en 1869 con el trabajo del botánico y entomólogo alemán Georg Dieck. En los últimos 30 años se han descrito la mayor parte de las especies que se conocen actualmente y se consolida una tendencia hacia descripciones más detalladas. Para facilitar el estudio de las nuevas especies, se propuso una organización interna del género en grupos de especies, definidos por características morfológicas comunes, con especial énfasis en el patrón de setas de la serie umbilicada como carácter diferenciador. La validez de estos grupos de especies como entidades sistemáticas ha sido criticada pero suponen eficaces herramientas taxonómicas en el conocimiento del género y ofrecen un buen punto de partida para establecer nuevas hipótesis filogenéticas.

Hasta ahora, no hay ninguna hipótesis filogenética en Anillini que resuelva relaciones a nivel de especie combinando información morfológica y molecular, aunque este tipo de aproximación se ha aplicado con éxito en otros grupos de coleópteros. La diversidad y complejidad del género unida a la gran cantidad de información disponible hacen de *Typhlocharis* un sujeto idóneo para resolver la primera hipótesis filogenética utilizando evidencia total en un carábido endógeo.

La biología de *Typhlocharis* sigue siendo ampliamente desconocida. Dentro del entorno edáfico, habita los horizontes A y B del suelo y se capturan con frecuencia bajo grandes piedras encajadas en el sustrato y en taludes. Este medio impone unas condiciones ambientales muy concretas: oscuridad permanente, limitaciones espaciales y en general, mayor estabilidad ante las fluctuaciones ambientales (temperatura, humedad) que los medios superficiales. La vegetación asociada a las localidades con presencia de *Typhlocharis* es variada, con predominio del bosque mediterráneo (encinares, alcornocales, olivares). Se encuentran tanto en zonas abiertas con cobertura herbácea (pastizales, cardonales, prados), como en zonas con cobertura arbustiva y zonas con cobertura arbórea más o menos densa (bosques, dehesas).

Hay evidencias en otros Anillini que indican un papel depredador en los medios edáficos. Su ciclo vital también se desconoce; no se dispone de ninguna información sobre su duración, el aspecto de los huevos o la fase de pupa y sólo se ha registrado una de las fases larvarias.

A nivel local, algunas especies pueden ser muy abundantes y no es raro que dos o más especies coexistan en el mismo lugar, frecuentemente con diferencias de tamaño y forma de la genitalia que pueden implicar mecanismos para evitar competencia interespecífica. Esto sugiere un papel ecológico importante, pero se dispone de muy poca información sobre el efecto de las condiciones ambientales en sus poblaciones. La humedad parece condicionar profundamente la presencia de *Typhlocharis* y son capaces de sobrevivir sumergidos en agua durante largos periodos. El pequeño tamaño y las proporciones corporales han hecho suponer una capacidad de dispersión reducida para estos animales

y sería esperable encontrar un alto grado de microendemicidad, sometida a especiación alopátrica. Sin embargo, varias especies y grupos de especies presentan distribuciones amplias (del orden de cientos de kilómetros cuadrados para animales de un milímetro de longitud) y se ha sugerido que los mecanismos de dispersión por hidrocoria (utilizando vías de agua) podrían explicar esta aparente contradicción. También se han descrito casos de especies con distribución vicariante en el Estrecho de Gibraltar.

Se han propuesto diferentes estimaciones para el origen de *Typhlocharis*, que oscilan entre finales del Cretácico/principios del Paleoceno hasta finales del Oligoceno (65-30 m.a). La distribución de las especies sugiere tres tendencias evolutivas: una línea ligada al macizo Bético-Rifeño, de mayor tamaño y con adaptaciones menos estrictas a la vida endógea; otra ligada al macizo Lusitánico, con adaptaciones más estrictas a la vida endógea y menor tamaño y otra asociada al macizo Numídico.

Objetivo Principal

La complejidad en el estudio del género *Typhlocharis* se ha incrementado mucho en los últimos años, hasta el punto de ser necesario un enfoque filogenético para resolver la sistemática interna del grupo. La cantidad creciente de caracteres morfológicos que se han ido incorporando al conocimiento del género también necesita ser revisada y evaluada. Esta Tesis Doctoral se concibe en este contexto y su objetivo prioritario es ofrecer una revisión de la taxonomía de *Typhlocharis* y plantear hipótesis filogenéticas con las que establecer una nueva sistemática basada en grupos naturales. Para ello, se han planteado una serie de objetivos parciales que se resumen en:

- Reunir material de colecciones y capturar nuevo material.
- Estudiar y describir en detalle la morfología del género.
- Homogeneizar los criterios de estudio y facilitar la comparación entre especies.
- Actualizar las descripciones de la especies del género.
- Identificar todo el material reunido y describir nuevas especies.
- Ampliar los datos de distribución geográfica del género.
- Obtener hipótesis filogenéticas basadas en datos moleculares, caracteres morfológicos y evidencia total.
- Identificar los caracteres con señal filogenética y su evolución en el género.
- Comprobar la validez de los grupos de especies establecidos.
- Plantear una nueva propuesta sistemática en base a los resultados obtenidos.
- Aportar información sobre la historia evolutiva del género.
- Aportar nuevos datos sobre la biología del género.

Aportaciones Principales

Morfología

El estudio detallado de la morfología de más de 3000 ejemplares de *Typhlocharis* mediante microscopía óptica y electrónica, ha permitido encontrar estructuras inéditas en el género y valorar adecuadamente otros rasgos descritos previamente, pero no considerados como herramientas taxonómicas. Los resultados se presentan organizados en las diferentes regiones corporales: cabeza, tórax, abdomen y genitales (masculina y femenina). En la cabeza, se describe: cápsula cefálica, órgano estridulador, depresión semilunar, labro, clípeo, antenas, mandíbulas, labio, lígula y basilar. En el tórax, se describe: pronoto, prosterno, mesotórax y metatórax, complejo elitral y patas. El complejo elitral incluye varios caracteres novedosos: se describe el raíl y las lunetas apicales y se valoran los dentículos apicales, poros elitrales, órgano transversal escutelar, ojales y la quetotaxia. En las patas, se

describe la variabilidad en coxas, trocánteres, fémures, tibias y tarsos. En el abdomen, se describe: espacio intermetacoxal, tubérculos ventrales, fosetas ventrales, cinturón abdominal, presencia de muescas en el último ventrito y quetotaxia. Se propone una fórmula para estandarizar la descripción de la quetotaxia distribuida en hileras. En la genitalia se describe: edeago, parámetros y esclerito anular de los machos y el complejo genital femenino, que incluye gonocoxitos, gonosubcoxitos, complejo espermatecal y terguito VIII, este último no descrito anteriormente.

A partir de estos resultados, se diseñó la matriz morfológica de 92 caracteres que fue utilizada en los análisis filogenéticos.

Taxonomía

Con la reevaluación de los caracteres morfológicos, fue posible redescubrir con precisión las 61 especies de *Typhlocharis* consideradas válidas hasta ahora. Entre ellas, diez han sido especies nuevas para la ciencia que se han publicado durante la elaboración de este trabajo de investigación y se presenta por primera vez la descripción de tres especies más en vías de publicación. *T. simoni* es la única especie excluida del estudio, dada la imposibilidad de encontrar el material tipo original y se mantiene como *incertae sedis*.

Estas descripciones siguen el mismo formato, que consta de: nombre de la especie, listado de referencias bibliográficas con información taxonómica relevante de la especie (descripciones y catálogos), *locus typicus*, material estudiado, diagnóstico, descripción *in extenso* y una lámina ilustrada con el *habitus* y la genitalia. Se pretende así homogeneizar la información disponible y facilitar la comparación entre especies.

Filogenia y Sistemática

Se han obtenido hipótesis filogenéticas con datos moleculares, con datos morfológicos y combinando ambos. Se presenta una delimitación de especies para las nuevas poblaciones encontradas que no están descritas, basada en análisis GMYC y estudios morfológicos. La filogenia molecular ha permitido calibrar el árbol y obtener una estimación de la antigüedad del grupo. Con la matriz de datos morfológicos se ha evaluado la señal filogenética de los caracteres y reconstruido su evolución.

Los resultados de los análisis filogenéticos son coherentes entre sí y se recuperan de forma continuada una serie de clados bien soportados: cinco de ellos se obtienen siempre y tres clados más se recuperan en los análisis con datos moleculares y de evidencia total. Las relaciones basales entre los clados son inestables entre los diferentes análisis y no quedan bien resueltas, pero la mayoría de los análisis sugieren una división temprana en dos grandes linajes. La reconstrucción de caracteres indica que la homoplasia es frecuente en el grupo, sin embargo, los ocho clados están bien caracterizados morfológicamente y se describen sus apomorfías.

Los resultados apoyan la hipótesis de un origen antiguo del grupo, alrededor de finales del Cretácico y sugieren que aún se desconoce buena parte de la diversidad de *Typhlocharis*.

Los grupos de especies establecidos no se ajustan bien a los clados obtenidos y los caracteres en los que se basan, como la serie umbilicada o los dentículos apicales de los élitros no tienen buena señal filogenética. En cuanto a la evolución de la peculiar genitalia femenina del grupo, los resultados sugieren que los gonocoxitos con forma tubular han aparecido más de una vez de forma independiente a partir de los gonocoxitos unguiformes, que se han mantenido en ciertas especies. Entre los caracteres novedosos que se han valorado en este trabajo, han destacado como herramientas taxonómicas las antenas, el pronoto, la apófisis prosternal, diversas estructuras elitrales, el último ventrito y la genitalia de ambos sexos.

Con todo esto, se propone una nueva sistemática interna del grupo y *Typhlocharis* se escinde en tres géneros: *Lusotyphlus* **gen. nov.**, *Typhlocharis* **comb. nov.**, *Microcharidius* **comb. nov.**, este último con seis grupos de especies.

Biogeografía

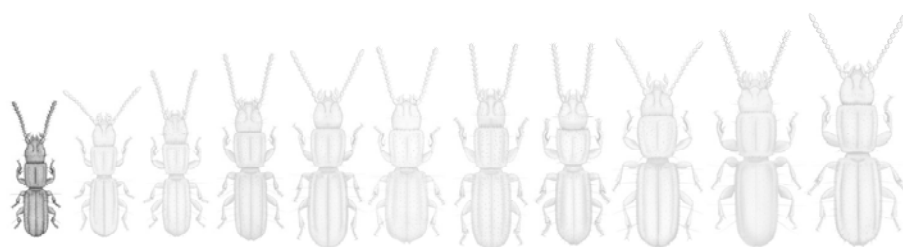
La subtribu Typhlocharina parece ser el grupo de Anillini más común de la península Ibérica. Las nuevas capturas prácticamente han duplicado el número de localidades conocidas con presencia de Typhlocharina, entre las que se incluyen los primeros registros en las provincias de Huelva, Sevilla, Huesca, Tarragona y Cuenca. Se han encontrado nuevas evidencias de especies con amplia distribución que sugieren que este fenómeno es más común de lo que se creía en el grupo. Los datos acumulados indican que la dispersión de estos animales está influida tanto por la motilidad aleatoria de las poblaciones durante largos periodos de tiempo, como por mecanismos externos. La dispersión por hidrocoria es congruente con los datos disponibles y algunos clados tienen distribuciones asociadas a cuencas hidrográficas. La hipótesis de tendencias evolutivas ligadas a antiguos macizos geológicos también es apoyada por los resultados y los diferentes clados se correlacionan con los macizos Bético-Rifeño, Lusitánico y Numídico. En *Microcharidius* **comb. nov.** se ve una distribución de los clados en un patrón oriental-occidental que puede explicarse por eventos geológicos. Algunas especies con distribuciones atípicas en el grupo sugieren que la dispersión marina o la influencia humana en tiempos históricos no pueden descartarse.

Biología

A lo largo de este trabajo se han acumulado una serie de datos que permiten enriquecer los escasos conocimientos disponibles sobre la biología de Typhlocharina y confirmar algunos de los experimentos e hipótesis que se han llevado a cabo en este campo. La información obtenida en los muestreos y el examen de un vasto número de ejemplares han resultado valiosos para el conocimiento de la variabilidad intraespecífica en diversas poblaciones, la coexistencia de diferentes especies o la abundancia puntual de individuos. Se presenta el primer caso de variabilidad intrasexual, con machos polimórficos, en Typhlocharina. La diversidad y abundancia del grupo sugiere un papel ecológico potencialmente importante, no valorado hasta la fecha, que en determinadas localidades representa un buen porcentaje de la fauna endógea recuperada. También han encontrado casos de teratologías e infestaciones parasitarias por hongos Laboulbeniales.

Con los ejemplares capturados vivos se plantearon experimentos preliminares de mantenimiento en cautividad. Esto ha permitido esclarecer algunos aspectos de su biología y entre los resultados obtenidos están la máxima longevidad registrada en cautividad y las primeras observaciones directas de interacción social, depredación y canibalismo. Se ha comprobado la capacidad de algunas especies para sobrevivir a la inmersión en agua salada durante pocos días, lo que tiene potenciales implicaciones en la dispersión de estos animales. Y finalmente, se plantean comentarios ecológicos sobre la fenología, abundancia, casos de especies sintópicas encontrados durante este trabajo y se ofrece un resumen actualizado de los conocimientos sobre el ciclo vital.

1



Introducción

La biodiversidad, o diversidad biológica, es la variedad de formas de vida en el planeta. Según estimaciones recientes el 86% de todas las especies terrestres y el 91% de las marinas todavía no se han descubierto, descrito o catalogado (MORA *et al.* 2011). Esto se debe, entre otros factores, a la escasez de recursos dedicados a la taxonomía (la ciencia que define y nombra los grupos de organismos) y a las limitaciones en la tecnología que permite a los científicos estudiar algunos medios biológicos de difícil acceso. Uno de estos medios, paradójicamente muy cercano a nosotros, pero a la vez lejano y desconocido desde el punto de vista científico, es el suelo. El interior del suelo (el medio endógeo *sensu* GIACHINO & VAILATI, 2010) es un entorno que se extiende por la mayor parte de los medios terrestres del planeta y todavía se considera una de las “últimas fronteras biológicas” por explorar (ANDRÉ *et al.*, 1994). Aún estamos muy lejos de responder preguntas tan aparentemente simples como “¿cuántas especies hay?”. Cada respuesta a esta pregunta es valiosa, ya que supone el conocimiento fundamental para muchos otros trabajos y la base necesaria para avanzar en el conocimiento de la biodiversidad.

La taxonomía se divide en varios niveles de trabajo y el más básico, la *alpha*-taxonomía (*sensu* MAYR, 1969), se fundamenta en el conocimiento y la descripción de especies. Encontrar especies nuevas en un entorno tan estudiado como la Europa continental puede parecer una quimera; pero si se busca en los lugares y momentos adecuados, donde nadie mira, es posible traspasar una de esas “últimas fronteras biológicas” y explorar su enorme diversidad.

Entre los diferentes organismos, los que mejor representan esa diversidad son los escarabajos. El orden Coleoptera agrupa a más de 360.000 especies (BOUCHARD *et al.*, 2009; 2011), lo que supone aproximadamente el 25% de la biodiversidad conocida (McHUGH & LIEBHERR, 2009). Es el grupo animal con mayor número de especies del planeta y se distribuyen en todo tipo de hábitats a excepción de los polos y los océanos (McHUGH & LIEBHERR, 2009). Son insectos holometábolos (con metamorfosis completa, atraviesan fases de larva, pupa e imago) y comparten el endurecimiento del primer par de alas, transformadas en los élitros. Este carácter da nombre al grupo (del griego *koleos*-“estuche” y *pteron*-“ala”) y les ha permitido acceder y explotar diversos medios, como el suelo, vetados para otros insectos alados.

Plantear un trabajo taxonómico hoy en día supone un desafío, hacerlo sobre coleópteros un reto, hacerlo sobre coleópteros del suelo profundo parece una misión imposible. En esta Tesis Doctoral se afronta la revisión de un género especialmente interesante de escarabajos adaptados a la vida en el interior del suelo: *Typhlocharis* Dieck, 1869, que comprende más de 60 especies y tiene un gran potencial como modelo de estudio. La disponibilidad de gran cantidad de ejemplares (se ha podido trabajar con la colección de *Typhlocharis* más completa que existe) y la creciente acumulación de información que se ha producido en los últimos años, lo convierten en un candidato idóneo para intentar resolver las relaciones entre sus especies y entender un poco mejor los procesos evolutivos que tienen lugar debajo de la superficie del suelo.

1.1 CONTEXTO ZOOLOGICO: CARABIDAE

La mayoría de las especies de Coleoptera se engloban en seis familias megadiversas: Scarabaeidae, Staphylinidae, Curculionidae, Chrysomelidae, Cerambycidae y Carabidae. *Typhlocharis* Dieck, 1869, pertenece a la familia Carabidae (Coleoptera, Carabidae, Trechinae, Anillini).

Los carábidos se clasifican en el suborden Adephaga, que se distingue de otros coleópteros por la fusión de esternitos abdominales, metacoxas inmóviles soldadas al metasterno (diviéndose en dos al primer esternito abdominal visible) y la presencia de suturas notopleurales bien definidas (SALGADO *et al.*, 2004; MACHADO, 1992). Se reconocen fácilmente por la posición de los metatrocánteres, paralelos y no en línea con los metafémures, y se diferencian de otros Adephaga por las antenas pubescentes, con no más de 4 antenómeros glabros (MACHADO, 1992). Su taxonomía es controvertida y su estatus como familia o superfamilia (Carabidae *sensu lato* vs Caraboidea) es difícil de determinar, ya que existen ciertos grupos de carábidos que pueden interpretarse con diferente rango taxonómico (MACHADO, 1992). En este trabajo seguiremos la nomenclatura adoptada por LÖBL & SMETANA (2003) y LORENZ (2005): Carabidae incluyendo Paussinae, Cicindelinae y Rhysodinae.

Su diversidad estimada varía entre 30.000 (LAWRENCE, 1991) y 40.000 especies (ERWIN, 1991; DAJOZ, 2002). Juegan un papel importante en los ecosistemas del suelo, actuando como depredadores de invertebrados (lombrices, caracoles, otros insectos, etc.), como saprófitos y, en menor medida, como herbívoros (semillas).

La tribu Anillini es el linaje de carábidos más especializado en los medios endógeos y subterráneos. Incluye aproximadamente 530 especies de coleópteros humícolas, endógeos e hipógeos (LÖBL & SMETANA, 2003; LORENZ, 2005; SOKOLOV, 2015). Ampliamente distribuidos, están presentes en todos los continentes excepto la Antártida, incluyendo islas como Madagascar, Nueva Zelanda, Nueva Caledonia, Hawaii, Galápagos, Seychelles o islas del Mediterráneo (JEANNEL, 1937; 1963).

Morfológicamente, la tribu se caracteriza por los palpos subulados (el último segmento estrecho y pequeño) y la ausencia de estriola recurrente apical de los élitros (ambos rasgos compartidos con la tribu Bembidiini); por una serie de 4 a 10 largas setas sensoriales en los márgenes laterales de los élitros, la serie umbilicada, repartidas en un grupo humeral o anterior y un grupo posterior, y por la posición sagital del orificio basal del edeago, que se abre entre dos lóbulos subiguales (JEANNEL, 1937; 1963). Todas sus especies se caracterizan por su pequeño tamaño¹, ausencia de pigmentación, apterismo,

¹ *Perucharidius*, que alcanza 4,5 mm, es el mayor Anillini confirmado, aunque existe una mención a un intrigante ejemplar de hasta 7 mm que no ha sido descrito (MATEU & ETONTI, 2002; ARNDT *et al.*, 1999).

ausencia de ojos², y la serie umbilicada, que se expresa en diferentes patrones dentro de la tribu (GIACHINO & VAILATI, 2011).

JEANNEL (1937) utilizó esas diferencias en la serie umbilicada para establecer dos subtribus de Anillini: Scotodipnina y Anillina. Posteriormente, JEANNEL (1963) revisó de nuevo la clasificación de los Anillini y propuso una nueva agrupación basada en la presencia o ausencia de un diente medio en el labio (divisiones “Phanerodontes” y “Aphaenodontes”), distinguiendo 11 linajes morfológicos. Esta clasificación fue modificada por JEANNE (1973) y extendida a 12 linajes por VIGNA-TAGLIANTI (1973). JEANNEL (1937, 1963) también propuso la monofilia del grupo y su probable origen gondwanaico, un criterio a veces cuestionado (ERWIN, 1982), pero que ha sido generalmente asumido por otros autores (e.g., ZABALLOS, 2003; GIACHINO & VAILATI, 2011) y recientemente se ha corroborado con datos moleculares (ANDÚJAR *et al.* 2016).

El papel ecológico de los Anillini es prácticamente desconocido, aunque existen observaciones puntuales de ejemplares de *Geocharis* mantenidos vivos en cautividad devorando colémbolos (ZABALLOS, 1990), lo cual, unido a la morfología tan conservadora de casi toda la tribu, puede indicar que actúen fundamentalmente como depredadores en los medios endógeos.

1.2. GÉNERO *Typhlocharis* Dieck, 1869

Typhlocharis Dieck, 1869 es el género de Anillini más diverso que se conoce hoy día, con 62 especies descritas (SERRANO & AGUIAR, 2014) y muchas otras en proceso de descripción. Salvo *Typhlocharis simoni* Ganglbauer, 1900 (*incerta sedis* en LÖBL & SMETANA, 2003), las 61 especies restantes se pueden considerar bien definidas.

Todas son endógeas y algunas de ellas pueden ser extremadamente abundantes (PÉREZ-GONZÁLEZ *et al.*, 2013). No es raro encontrar coexistiendo a dos o más especies, habitualmente de tamaños muy distintos (PÉREZ-GONZÁLEZ & ZABALLOS, 2013a). Esta tendencia, llamada “miniaturización sintópica”, parece ser más común de lo esperado dentro de Anillini y puede implicar mecanismos para evitar competencia interespecífica (SOKOLOV, 2013). Esto sugiere una función ecológica importante, pero aún se dispone de muy poca información acerca de los factores que afectan a la dinámica y estructura de las poblaciones.

Su tamaño oscila entre 0,9 mm (*Typhlocharis quadridentata* Coiffait, 1969) y 2,9 mm (*Typhlocharis carinata* Serrano & Aguiar, 2006) y presentan una morfología que es, al mismo tiempo, muy uniforme y altamente diversificada.

Comparten las adaptaciones al medio endógeo con otros Anillini: son anoftalmos, ápteros y despigmentados. Tienen cuerpos largos y paralelos, más o menos rectangulares, deprimidos y con patas cortas. Son características del género la ausencia de faneras adhesivas y la falta de dilatación en los protarsos de los machos; la séptima estría de los élitros, elevada como una suave carena longitudinal que puede llegar hasta el margen posterior de los élitros, y la reducción de la serie umbilicada (entre 4 y 8 setas). Pero el carácter que confiere al género una apariencia distinta a la de cualquier otro Anillini es la forma del pronoto: rectangular, cuadrado o ligeramente trapezoidal, con los márgenes laterales más o menos paralelos, nunca cordiforme.

² Excepto cuatro especies: *Nesamblyops subcaecus* (Sharp, 1886) y *N. oreobius* (Broun, 1893), de Nueva Zelanda; *Microdipnodes tshuapanus* (Basilewsky 1960) y *Cryptorites scotti* Jeannel, 1950, de África central; que mantienen ojos pequeños.

La genitalia femenina es muy variada. Unas pocas especies comparten la morfología unguiforme de los gonocoxitos propia de Anillini (ZABALLOS & WRASE, 1998; ANDÚJAR *et al.* 2010; ORTUÑO & GILGADO, 2011), pero en la mayoría del género la genitalia femenina está muy especializada y los gonocoxitos son tubulares y poco esclerotizados (VIGNA-TAGLIANTI, 1972). Esta situación es excepcional en Anillini y, salvo *Anillotarsus tetramerus* Mateu, 1980, que también presenta unos gonocoxitos largos y membranosos, ningún otro género ha sufrido modificaciones tan drásticas en la genitalia femenina. Recientemente se han descrito especies de *Typhlocharis* con gonocoxitos intermedios entre la forma unguiforme y tubular, permitiendo interpretar la evolución de este carácter (PÉREZ-GONZÁLEZ & ZABALLOS, 2012).

1.3. ANTECEDENTES HISTÓRICOS DEL GÉNERO

El género *Typhlocharis* se conoce desde hace 147 años. La progresión del conocimiento sobre el género, sin embargo, no ha sido homogénea en este periodo. Su historia puede resumirse en una serie de etapas, desde el descubrimiento hasta los últimos años.

Descubrimiento y primeros años (1869-1915)

El estudio de este género se inició con el trabajo del botánico y entomólogo alemán GEORG DIECK (Fig. 1), que en 1869 describió numerosas especies de coleópteros endógeos recolectados en sus viajes por la península Ibérica y el norte de África, incluyendo un nuevo género al que denominó *Typhlocharis*. En una primera publicación (DIECK, 1869a) se limitó a ofrecer unas diagnósis breves, que se completaron y extendieron en una segunda obra (DIECK, 1869b), que destaca por la calidad y extensión de las descripciones. En ellas, *Typhlocharis* es descrito como un género “...con la forma y *habitus* de *Laemophloeus*...” y clasificado como Cucujoidea (Silvanini), un grupo de coleópteros a los que ciertamente recuerda por la peculiar forma rectangular del cuerpo y la forma arrosariada de las antenas. El nombre de la especie tipo, *Typhlocharis silvanoides* Dieck, 1869, de Tánger, alude directamente a esta gran similaridad. En 1870, DIECK publicó los detalles de sus campañas y aportó gran cantidad de información sobre los ejemplares capturados y las condiciones de los muestreos.

La siguiente mención al género en la literatura es aportada por SYLVAIN DE MARSEUL (1873), con la traducción al francés de la descripción de Dieck de *T. silvanoides*, al que mantiene clasificado como Cucujoidea (Cucujidae).

ES ELZÉAR EMMANUEL ARÈNE ABEILLE DE PERRIN (Fig. 2) quien, en 1874, dejó constancia por primera vez de lo erróneo de esta clasificación diciendo que “...[*Typhlocharis*] es un Coleóptero ciego muy curioso, semejante en forma a ciertos Cucujidos, y que por esta razón, se ha colocado en esta familia. Pero sus caracteres esenciales son aquellos de los Carábidos, de acuerdo a las observaciones de M. Pandellé y, a pesar de las “costillas” que se observan en sus élitros, y que constituyen una forma un poco aberrante dentro



Fig. 1. Georg Dieck.



Fig. 2. De izquierda a derecha: Abeille de Perrin, Ludwig Ganglbauer, Henry Normand.

de esta última familia, es junto a *Anillus* donde debe situarse.”

Años más tarde, WILHELM EHLERS (1883) describió dos nuevas especies, esta vez en la península Ibérica (*T. baetica* Ehlers, 1883 y *T. diecki* Ehlers, 1883), ya como miembros de Anillini (Carabidae), pero ofrece unas diagnósis muy breves, que a la larga resultarán insuficientes para la adecuada identificación de estas especies. En 1895, LOUIS BEDEL publicó su catálogo “Coléoptères du Nord de l’Afrique”, haciendo mención a “*Anillus silvanoides*” y tratando *Typhlocharis* como un subgénero, una decisión taxonómica que se mantendrá en el siguiente tratado de coleópteros norteafricanos (ESCALERA, 1914), pero desestimada por la práctica totalidad de autores posteriores.

LUDWIG GANGLBAUER, (Fig. 2) efectuó en 1900 la primera revisión del género, ampliando las descripciones de *T. baetica* y *T. diecki* y proponiendo el nombre *T. simoni*, para un ejemplar de Cartagena, identificado por Reitter como *T. diecki*.

Estos años fueron bastante productivos en cuanto a campañas entomológicas en el norte de África, destacando las obras de HENRY NORMAND (Fig. 2) sobre la fauna de Túnez. Normand proporcionó bastante información sobre sus técnicas de captura y metodologías de muestreo, eficientes en zonas con poca humedad (NORMAND, 1911). En 1915, describió la primera y única especie de *Typhlocharis* encontrada en Túnez, *T. sanstchii*, cuya presencia, tan alejada de las demás especies conocidas, aún supone un interesante enigma biogeográfico.

Segunda etapa (1916-1968)



Fig. 3. René Jeannel.

Durante un intervalo de 53 años no se describió ninguna nueva especie de *Typhlocharis* y, sin embargo, constituyó un periodo muy productivo en los avances de los conocimientos del género y de la tribu Anillini gracias, principalmente, al trabajo de RENÉ JEANNEL (Fig. 3). En sus dos monografías, JEANNEL (1937, 1963) estableció dos grandes propuestas para la clasificación de los Anillini, una basada en el tipo de serie umbilicada: división entre Scotodipnina y Anillina (JEANNEL, 1937) y otra en la presencia o ausencia de un diente en el labio: división entre Phanerodonta y Aphaenodonta (JEANNEL 1963), que han sido

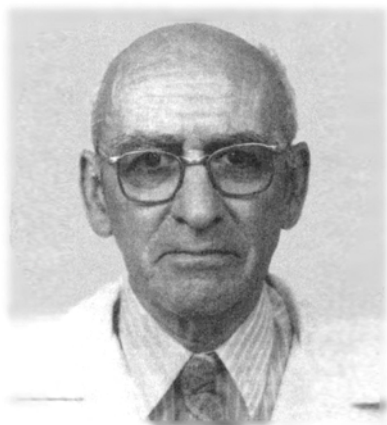


Fig. 4. Henri Coiffait.

ampliamente utilizadas durante años. También definió una serie de linajes o series filéticas con entidad biogeográfica y propuso el posible origen gondwanaico del grupo. En ambas obras *Typhlocharis* es tratado con cierta independencia, siendo siempre asignado a una serie filética propia.

Al margen de estos tratados, las apariciones de *Typhlocharis* en la literatura se limitan a diversos catálogos (DE LA FUENTE, 1919; DE LA FUENTE & MORALES, 1927; ANTOINE, 1955; KOCHER, 1963).

Época moderna (1969-1983)

En 1969, HENRI COIFFAIT (Fig. 4) describió *T. rufensis* Coiffait, 1969 y *T. armata* Coiffait, 1969, además de acuñar un género independiente con la descripción de *Microcharidius quadridentatus* Coiffait, 1969, al que define como "...separado de la línea de *Typhlocharis* y con un grado de evolución mucho más avanzado.". Dos años más tarde describió *T. algarvensis* Coiffait, 1971 (COIFFAIT, 1971).

En 1972, AUGUSTO VIGNA-TAGLIANTI describió *T. besucheti* Vigna-Taglianti, 1972 y documentó por primera vez la genitalia femenina del género. Esto supuso todo un hito teniendo en cuenta la peculiar estructura tubular de los gonocoxitos, una característica única entre los Anillini (hasta la descripción de una morfología semejante en los gonocoxitos de *Anillotarsus tetramerus* Mateu, 1980, de Sudamérica). Desde este momento, todas las descripciones de nuevas especies han incluido estos caracteres; tanto es así, que hoy se considera imprescindible el estudio de la genitalia a la hora de caracterizar una especie de *Typhlocharis*.

CLAUDE JEANNE (Fig. 5) (1973) revisó las propuestas de clasificación de Jeannel y retomó el criterio de división basado principalmente en los patrones de serie umbilicada, si bien con algunas diferencias conceptuales respecto a la propuesta de JEANNEL (1937). Reconoció las divisiones en subtribus Anillina y Scotodipnina, pero consideró el linaje de *Typhlocharis* lo suficientemente distinto como para encajar en una subtribu propia, Typhlocharina e incluyó un catálogo con nueve de las diez especies conocidas hasta el momento (*T. besucheti* Vigna-Taglianti, 1972, quedó excluida). Asimismo, consideró que las diferencias justificadas por Coiffait para definir *Microcharidius* son insuficientes y propuso su sinonimia con *Typhlocharis*, un criterio que aún se mantiene vigente (ZABALLOS, 2003; PÉREZ-GONZÁLEZ & ZABALLOS, 2012).

FRANCISCO ESPAÑOL (1974) hizo un repaso de los Anillini euromediterráneos bajo la óptica de la nueva visión aportada por JEANNE (1973). Dedicó un breve apartado a la caracterización de *Typhlocharis* y aportó un listado de las especies conocidas por entonces, sólo en la península Ibérica. En 1978, FRANCISCO NOVOA describió *Typhlocharis* (*Microcharidius*)



Fig. 5. Claude Jeanne

outereloi Novoa, 1978; retomando el nombre de *Microcharidius* desechado por JEANNE (1973), pero utilizándolo como un subgénero.

Época reciente (1983-1999)

A partir de este periodo, puede considerarse que el estudio del género sufre una auténtica revolución, durante la que se describirán la mayor parte de las especies que se conocen actualmente y se solucionarán muchos de los problemas que se han ido planteando. Destacan fundamentalmente las aportaciones de JUAN PÉREZ ZABALLOS (Fig. 6), que trabajando solo (ZABALLOS, 1983, 1986a, 1986b, 1989b, 1991) o en colaboración con otros autores (ZABALLOS & JEANNE, 1987; ZABALLOS & FARINÓS, 1995; ZABALLOS & RUIZ-TAPIADOR, 1995, 1997; ZABALLOS & WRASE, 1998) describió *T. (Microcharidius) belenae* Zaballos, 1983; *T. intermedia* Zaballos, 1986; *T. pacensis* Zaballos & Jeanne, 1987; *T. carpetana* Zaballos, 1989; *T. jeannei* Zaballos, 1989; *T. portilloi* Zaballos, 1991; *T. gomezi* Zaballos, 1991; *T. wrasei* Zaballos & Farinós, 1995; *T. hieki* Zaballos & Farinós, 1995; *T. carmenae* Zaballos & Ruiz-Tapiador, 1995; *T. farinosae* Zaballos & Ruiz-Tapiador, 1997; *T. atienzae* Zaballos & Ruiz-Tapiador, 1997; *T. estrellae* Zaballos & Ruiz-Tapiador, 1997; *T. bullaquensis* Zaballos & Ruiz-Tapiador, 1997; *T. monastica* Zaballos & Wrase, 1998; *T. peregrina* Zaballos & Wrase, 1998; *T. navarica* Zaballos & Wrase, 1998 y redescubrió *T. diecki* Ehlers, 1883. ZABALLOS & ORTUÑO (1988) redescubrieron *T. silvanoides* Dieck, 1869 y establecieron *T. rifensis* Coiffait, 1969 como sinónimo de esta especie. En 1994, ZABALLOS & JEANNE publicaron el catálogo de los Carábidos de la península Ibérica recopilando el listado de las 16 especies de *Typhlocharis* presentes en ella. En 1988, VICENTE ORTUÑO describió *T. toribioi* Ortuño, 1988.

Todos estos trabajos generaron una gran cantidad de información y nuevos caracteres, como la descripción de estructuras con dimorfismo sexual, por ejemplo los metatrocánteres (ORTUÑO, 1988; ZABALLOS, 1989b) o las fosetas ventrales (ZABALLOS, 1991), y otras como el órgano escutelar (ZABALLOS & RUIZ-TAPIADOR, 1995), el punteado de los élitros (ZABALLOS & RUIZ-TAPIADOR, 1997), el órgano estridulador o la forma de la espermateca (ZABALLOS & WRASE, 1998). Además, se empezaron a aplicar técnicas de microscopía electrónica (ZABALLOS & RUIZ-TAPIADOR, 1995) que permiten alcanzar un nivel de detalle mucho mayor en el estudio morfológico.



Fig. 6. Juan P. Zaballos

Uno de los mayores hitos en esta época es la propuesta de organización interna del género en grupos de especies (ZABALLOS & RUIZ-TAPIADOR, 1997). Estos autores definieron seis grupos de especies en función de características morfológicas compartidas (predominantemente el patrón de setas en la serie umbilicada, o la presencia de dientes en clípeo o élitros). Su objeto es facilitar y agilizar las comparaciones morfológicas entre el creciente número de especies del género y ofrecer una clave de trabajo para la identificación rápida de potenciales nuevas especies. Un año más tarde, se añadió un séptimo grupo para acomodar el inesperado descubrimiento de gonocoxitos de tipo unguiforme (una condición excepcional en el género pero típica en Carabidae) en *T.*

monastica y *T. peregrina* (ZABALLOS & WRASE, 1998). Todas las especies descritas desde entonces han podido asignarse a estos grupos, demostrando su eficacia como herramienta de estudio. Otro de los grandes logros durante este periodo es la primera descripción de larvas asignables a *Typhlocharis* (ARNDT *et al.*, 1999).

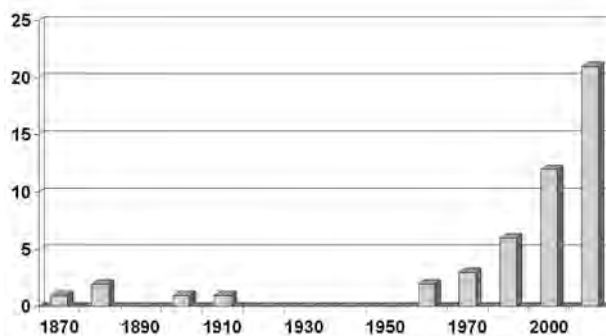


Fig. 7. Evolución por décadas del número (no acumulado) de especies de *Typhlocharis* descritas. Modificado de ZABALLOS & PÉREZ-GONZÁLEZ (2010a).

Época contemporánea (2000-2016)

En esta etapa se consolida la tendencia hacia descripciones más exhaustivas y el descubrimiento de nuevas especies prosigue a un ritmo vertiginoso. En los últimos 30 años se han descrito el 85% de las especies conocidas (Fig. 7, ZABALLOS & PÉREZ-GONZÁLEZ, 2010a). En 2003, ZABALLOS citó 27 especies válidas de *Typhlocharis* en la primera edición del Catálogo Paleártico y estableció *T. simoni* como *incertae sedis* (LÖBL & SMETANA, 2003). En la segunda edición (ZABALLOS *et al.*, *in litt.*) se registran ya 61.

En 2000, PAOLO MAGRINI describió dos especies nuevas de Almería: *T. fancelloi* Magrini, 2000 y *T. laurentii* Magrini, 2000.

ZABALLOS & BANDA (2001) dedicaron un extenso trabajo al **grupo *baetica***, utilizando algunos caracteres inéditos (ojales elitrales, “cinturón” abdominal y más datos sobre el órgano estridulador). En él se redescubrieron *T. baetica* Ehlers, 1883 y *T. pacensis* Zaballos & Jeanne, 1987; y se describieron *T. millenaria* Zaballos & Banda, 2001; *T. aguirrei* Zaballos & Banda, 2001; *T. furnayulensis* Zaballos & Banda, 2001 y *T. matiasi* Zaballos & Banda, 2001.

El equipo formado por ARTUR SERRANO y CARLOS AGUIAR (Fig. 8) comenzó a encontrar y describir especies de *Typhlocharis* en Portugal. Sus trabajos (SERRANO & AGUIAR, 2000, 2001, 2002, 2006a, 2006b, 2008a, 2008b, 2014; SERRANO *et al.*, 2005) mantienen el estilo de la línea de descripciones “modernas” que inicia ZABALLOS en la década de los 90 al incluir microscopía electrónica y seguir la tendencia hacia descripciones cada vez más detalladas. Estos autores han descrito *T. singularis* Serrano & Aguiar, 2000; *T. sarria* Serrano & Aguiar, 2001; *T. elenae* Serrano & Aguiar, 2002; *T. gomesalvesi* Serrano & Aguiar, 2002; *T. pasossi* Serrano & Aguiar, 2005; *T. fozcoaensis* Serrano & Aguiar, 2005; *T.*



Fig. 8. Artur Serrano y Carlos Aguiar.

carinata Serrano & Aguiar, 2006; *T. paulinoi* Serrano & Aguiar, 2006; *T. bivari* Serrano & Aguiar, 2006; *T. lunai* Serrano & Aguiar, 2006; *T. rochapitei* Serrano & Aguiar, 2008; *T. crespoi* Serrano & Aguiar, 2008 y *T. zaballosi* Serrano & Aguiar, 2014.

T. singularis es descrito a partir de un solo macho, con una serie umbilicada de tipo 4+1 (SERRANO & AGUIAR, 2000). Años más tarde, la captura de más ejemplares permitió describir la hembra. Se puso de manifiesto que todos ellos

poseen una serie umbilicada de tipo 4+2, siendo el holotipo un ejemplar excepcional y evidenciando que el patrón de la serie umbilicada puede ser un carácter más plástico de lo que se consideraba. SERRANO & AGUIAR (2008b) aportaron datos sobre nuevas capturas de *T. paulinoi* que incrementan su rango de distribución en 80 km. También encontraron caracteres no observados previamente, como la “seta mesotibial larga” (SERRANO & AGUIAR, 2006b) y han registrado más datos sobre otros, como el órgano estridulador, los poros elitrales, los dientes tibiales, etc. En 2013, AGUIAR & SERRANO publicaron el catálogo de los Carábidos de Portugal continental, con 15 especies de *Typhlocharis*. En 2014, SERRANO & AGUIAR actualizaron la información disponible sobre el “cinturón” abdominal y su presencia en las distintas especies. En este mismo trabajo, con la descripción de *T. zaballosi*, se citó el primer caso de variabilidad intraespecífica afectando a la forma del clípeo.

La colaboración entre CARMELO ANDÚJAR, JOSÉ LUIS LENCINA y JOSÉ SERRANO en distintas campañas de campo culminó en la descripción de *T. martini* Andújar, Lencina & Serrano, 2008 (ANDÚJAR *et al.*, 2008). Dos años más tarde, ANDÚJAR *et al.* (2010) describieron la tercera especie con gonocoxitos de tipo unguiforme conocida hasta la fecha, *T. toletana* Lencina & Andújar, 2010 y, por primera vez, consiguieron correlacionar con certeza larvas y adultos de una misma especie, utilizando secuencias de ADN.

VICENTE ORTUÑO (2000) aportó información sobre las capacidades de supervivencia de algunos individuos completamente sumergidos en agua (durante un mes) en la descripción de *T. bazi* Ortuño, 2000. En 2005, ORTUÑO describió *T. gonzaloi* Ortuño, 2005. VICENTE ORTUÑO y JOSÉ GILGADO (2011) describieron *T. josabellae* Ortuño & Gilgado, 2011, otra especie con gonocoxitos unguiformes, muy afín a *T. toletana*. Estos autores sugirieron un reajuste en la diagnosis del grupo *monastica* y propusieron que la dispersión en estos animales puede verse favorecida por mecanismos de hidrocoria.

JUAN P. ZABALLOS y SERGIO PÉREZ-GONZÁLEZ (2010a, 2010b, 2011b, 2012) han redescrito las especies descubiertas y descritas con anterioridad al trabajo de VIGNA-TAGLIANTI (1972): *T. algarvensis*, *T. armata*, *T. silvanoides* (complementando la redesccripción hecha por ZABALLOS & ORTUÑO, 1988), *T. santschii* y *T. quadridentata*, actualizando y extendiendo la escueta información típica en las descripciones de las primeras etapas. Estas redesccripciones también vinieron motivadas por la cantidad creciente de caracteres que se han ido incorporando al conocimiento del género y de los que era necesaria una evaluación. Por ejemplo, la redesccripción de *T. quadridentata* reveló la morfología única de sus gonocoxitos, parcialmente unguiformes, algo que nunca se había observado a pesar de que la especie se conoce desde 1969.

Llegados a este punto, la sistemática interna del género empieza a ser difícil de acomodar y su complejidad empieza a ser tan grande que es necesario un enfoque filogenético del género, como ya habían sugerido varios autores (e.g. ANDÚJAR *et al.*, 2010; ORTUÑO & GILGADO, 2011; PÉREZ-GONZÁLEZ & ZABALLOS, 2012; SERRANO & AGUIAR, 2014).

Este trabajo se concibe en este contexto y su objetivo prioritario es afrontar la comprensión de una sistemática interna del género basada en relaciones filogenéticas. Los últimos trabajos de este equipo (ZABALLOS & PÉREZ-GONZÁLEZ 2011a; PÉREZ-GONZÁLEZ & ZABALLOS, 2013a, 2013b, 2013c, PÉREZ-GONZÁLEZ *et al.*, 2013), en los que se describe *T. deferreri* Zaballos & Pérez-González, 2011; *T. prima* Pérez-González & Zaballos, 2013; *T. secunda* Pérez-González & Zaballos, 2013; *T. tertia* Pérez-González & Zaballos, 2013; *T. quarta* Pérez-González & Zaballos, 2013; *T. acutangula* Pérez-González, Zaballos & Ghannem, 2013; *T. mixta* Pérez-González, Zaballos & Ghannem, 2013; *T. baeturica* Pérez-González & Zaballos, 2013; *T. scrofa* Pérez-González & Zaballos, 2013 y *T. tetramera* Pérez-González & Zaballos, 2013, se enfocan ya hacia esta perspectiva y se evalúan y

comparan caracteres morfológicos con potencial filogenético en todo el género. Por ejemplo, esto llevó a la definición de un octavo grupo de especies (grupo *quadridentata*) caracterizado por la presencia de tarsos tetrámeros, un rasgo que resulta muy inusual en los carábidos y sólo aparece en unas pocas especies de *Typhlocharis* que, además, están vinculadas por otras características (PÉREZ-GONZÁLEZ & ZABALLOS, 2013c).

El desarrollo de estas publicaciones ha formado parte del trabajo que culmina en esta memoria de Tesis (ver Apéndice III).

1.4. ANTECEDENTES EN LA SISTEMÁTICA DE *Typhlocharis* Y FILOGENIA EN ANILLINI

ZABALLOS & RUÍZ-TAPIADOR (1997) propusieron la primera sistemática interna del género agrupando las especies de *Typhlocharis* en grupos definidos por características morfológicas comunes. Pusieron especial énfasis en el número de setas de la serie umbilicada y, de los seis grupos, cuatro basan su diagnosis principalmente en este carácter. Posteriormente, con la descripción de dos especies de Navarra con genitalia femenina unguiforme (algo excepcional en *Typhlocharis*, pero típico de los Caraboidea) se conforma un séptimo grupo (ZABALLOS & WRASE, 1998). Las diagnosis de cada grupo son las siguientes (la lista de especies pertenecientes a cada grupo figura en la Tabla 1):

grupo *silvanoides*: serie umbilicada con 4 setas en el grupo anterior y 4 setas en el grupo posterior. Sin dientes en el margen apical de los élitros.

grupo *baetica*: serie umbilicada con 4 setas en el grupo anterior y margen apical de los élitros con más de 6 dientes.

grupo *outereloi*: serie umbilicada con 4 setas en el grupo anterior y 1 o 2 setas en el grupo posterior.

grupo *diecki*: serie umbilicada con 4 setas en el grupo anterior y 3 setas en el grupo posterior.

grupo *carpetana*: serie umbilicada con 3 setas en el grupo anterior.

grupo *gomezi*: clípeo claramente dentado. Tibias del 2º y 3º par de patas dentadas en los machos.

grupo *monastica*: genitalia femenina unguiforme, dimorfismo sexual, dos dientes laterales en el margen apical de los élitros y una serie umbilicada con 4 setas en el grupo anterior y 2 en el grupo posterior.

Esta clasificación es básicamente utilitaria, pero muy eficaz para agilizar los trabajos de descripción, comparación y establecimiento de las afinidades de las especies del género. Todos los autores han seguido esta propuesta y las especies descritas con posterioridad encajan cómodamente en estos grupos (e.g. MAGRINI, 2000; ORTUÑO, 2000; ZABALLOS & BANDA, 2001; ANDÚJAR *et al.*, 2008; SERRANO & AGUIAR, 2000, 2001, 2006a, b, 2008a).

ZABALLOS & BANDA (2001) realizaron un trabajo sistemático detallado sobre las especies del grupo *baetica*, demostrando una coherente entidad geográfica y morfológica. El grupo *gomezi* también se ha estudiado en detalle (ZABALLOS & FARINÓS, 1995) y muestra la misma coherencia morfológica y geográfica. Los grupos restantes no parecen mostrar esa entidad de manera tan acusada, excepto tal vez el grupo *carpetana*, compuesto únicamente por dos especies. Muchos trabajos incluyen también claves dicotómicas parciales de utilidad limitada (e.g., ZABALLOS & FARINÓS, 1995; SERRANO & AGUIAR, 2006a, b, 2008a).

Sólo tres trabajos incluyen modificaciones sustanciales a los grupos de especies así establecidos: ORTUÑO & GILGADO (2011) propusieron una reinterpretación de los caracteres diagnósticos del **grupo monastica**, limitándolos a la presencia de una genitalia de tipo unguiforme para poder incluir a *T. toletana* Lencina & Andújar, 2010 y *T. josabetae* Ortuño & Gilgado, 2011. Con la redescipción de *T. armata* Coiffait, 1969, ZABALLOS & PÉREZ- GONZÁLEZ (2010b) reubicaron esta especie en el **grupo diecki**. PÉREZ-GONZÁLEZ & ZABALLOS (2013c) formalizaron el **grupo quadridentata**, el último grupo de especies propuesto hasta la fecha, para acomodar tres especies nuevas con tarsos tetrámeros y muy pequeño tamaño, incluyendo además dos especies que formaban parte del **grupo outerelei**.

La validez de estos grupos como entidades sistemáticas reales ha sido criticada, ya que es poco probable que agrupen verdaderos linajes monofiléticos (ANDÚJAR *et al.*, 2010; ORTUÑO & GILGADO, 2011; PÉREZ-GONZÁLEZ & ZABALLOS, 2012, 2013a). El uso de los patrones de la serie umbilicada como criterio aislado para clasificar especies es dudoso y ha sido demostrado que es altamente variable entre especies morfológicamente muy próximas (PÉREZ-GONZÁLEZ & ZABALLOS, 2013a), además de existir evidencias de variación intraespecífica (SERRANO & AGUIAR, 2002) e individuos con series umbilicadas aberrantes (ZABALLOS & PÉREZ-GONZÁLEZ, 2011b).

Sin embargo, estos grupos no fueron concebidos como agrupaciones naturales o clados, sino como herramientas taxonómicas para facilitar la comparación y descripción de especies nuevas. Hasta la fecha, los trabajos de ZABALLOS & RUÍZ-TAPIADOR (1997) y ZABALLOS & WRASE (1998) siguen siendo los más relevantes en cuanto al estudio de las afinidades de las especies del género y todavía son muy útiles para su identificación. Además, ofrecen un buen punto de partida para verificar o refutar su consistencia filogenética y ver si alguno de estos grupos corresponde en realidad con linajes reales.

En 1992, ZABALLOS (*pers. comm.*) presentó en el 8th European Carabidologist Meeting (Bruselas) la primera aproximación a una organización filogenética para *Typhlocharis*

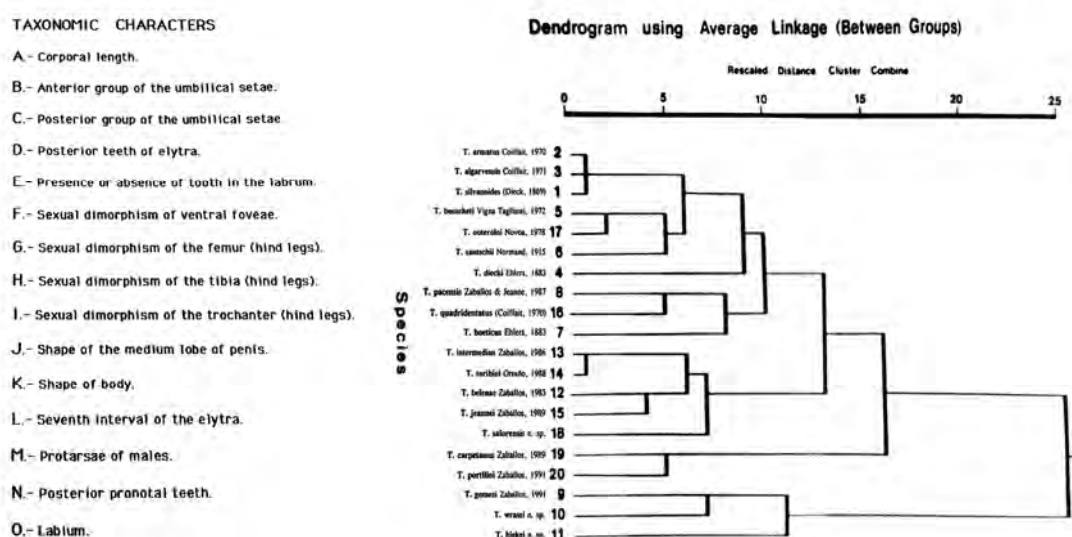


Fig. 9. Primera aproximación a una organización filogenética para *Typhlocharis*. Caracteres morfológicos escogidos y dendrograma (UPGMA) presentados por Juan P. Zaballos en el 8th European Carabidologist Meeting (Bruselas). Datos no publicados.

(Fig. 9). Este trabajo incluía una matriz con 15 caracteres morfológicos y un dendrograma obtenido mediante agrupamiento de enlace promedio (UPGMA) para 20 especies del género, pero nunca llegó a publicarse.

Existen varios precedentes sobre relaciones filogenéticas en otros carábidos, basados en datos moleculares (e.g. MADDISON & OBER, 2011) o morfológicos (e.g. ROIG-JUÑENT & CICHINO, 2001; GREBENNIKOV & MADDISON, 2005; GREBENNIKOV, 2008), que incluyen taxones de Anillini. Recientemente, ANDÚJAR *et al.* (2016) ofrecieron la primera filogenia enfocada específicamente en Anillini usando datos moleculares sobre un conjunto de 50 especies de 17 géneros. En todos estos trabajos Anillini se recupera siempre como un linaje monofilético, en congruencia con las hipótesis clásicas de JEANNEL (1937, 1963) y JEANNE (1973) para este grupo.

Sin embargo, solo hay tres trabajos enfocados en Anillini en los que se utiliza una aproximación filogenética para establecer relaciones entre especies del grupo a nivel de género (SOKOLOV *et al.*, 2007; SOKOLOV & CARLTON, 2010 y SOKOLOV, 2013).

SOKOLOV *et al.* (2007) propusieron dos hipótesis filogenéticas independientes para 5 especies del género *Anillinus* Casey, 1918, empleando 8 caracteres del edeago y secuencias del gen COI. SOKOLOV & CARLTON (2010) utilizaron exclusivamente secuencias del gen COI para inferir una filogenia de un conjunto diferente de 9 especies de *Anillinus* y 1 de *Serranillus* Barr, 1996. Por último, SOKOLOV (2013) se basó exclusivamente en datos morfológicos para proponer las relaciones filogenéticas entre las especies de *Zapotecanillus* Sokolov, 2013, a partir de una matriz de datos formada por 32 caracteres y 10 taxones.

Hasta ahora, no ha habido ningún intento de resolver relaciones filogenéticas a nivel de especie para Anillini en el que se combine información morfológica y molecular en un solo set de datos (aproximación de “evidencia total”, e.g. DIKOV, 2009; MARTÍNEZ *et al.*, 2014), aunque este tipo de aproximación se ha aplicado con éxito en otros grupos de coleópteros (e.g. CONDAMINE *et al.*, 2013). *Typhlocharis* es un buen candidato para esto, dado el gran número de especies que incluye (Tabla 1) y el relativamente alto nivel de variabilidad morfológica en diversas estructuras dentro del género. Su complejidad y la gran cantidad de información disponible hacen de *Typhlocharis* un sujeto idóneo para resolver la primera hipótesis filogenética, utilizando evidencia total, en un carábido endógeo.

Familia CARABIDAE Latreille, 1802

Subfamilia TRECHINAE Bonelli, 1810

Tribu ANILLINI Jeannel, 1937

Género ***Typhlocharis* Dieck, 1869**, especie tipo: *T. silvanoides* Dieck, 1869.

=*Microcharidius* Coiffait, 1969, especie tipo *M. quadridentatus* Coiffait, 1969.

Grupo *monastica*

- T. monastica* Zaballos & Wrase, 1988
- T. peregrina* Zaballos & Wrase, 1988
- T. toletana* Lencina & Andújar, 2010
- T. josabelae* Ortuño & Gilgado, 2011

Grupo *gomezi*

- T. gomezi* Zaballos, 1991
- T. wrasei* Zaballos & Farinós, 1995
- T. hiekei* Zaballos & Farinós, 1995
- T. passosi* Serrano & Aguiar, 2005
- T. fozcoensis* Serrano & Aguiar, 2005
- T. bivari* Serrano & Aguiar, 2006
- T. zaballosi* Serrano & Aguiar, 2014

Grupo *carpetana*

- T. carpetana* Zaballos, 1989
- T. portilloi* Zaballos, 1991

Grupo *silvanoides*

- T. silvanoides* Dieck, 1869
- T. algarvensis* Coiffait, 1969
- T. fancelloii* Magrini, 2000
- T. sarria* Serrano & Aguiar, 2001
- T. carinata* Serrano & Aguiar, 2006
- T. paulinoi* Serrano & Aguiar, 2006

Grupo *baetica*

- T. baetica* Ehlers, 1883
- T. pacensis* Zaballos & Jeanne, 1987
- T. aguirrei* Zaballos & Banda, 2001
- T. furnayulensis* Zaballos & Banda, 2001
- T. millenaria* Zaballos & Banda, 2001
- T. matiasi* Zaballos & Banda, 2001
- T. prima* Pérez-González & Zaballos, 2013
- T. secunda* Pérez-González & Zaballos, 2013
- T. tertia* Pérez-González & Zaballos, 2013
- T. quarta* Pérez-González & Zaballos, 2013
- T. acutangula* Pérez-González & Zaballos, 2013
- T. mixta* Pérez-González, Zaballos & Ghannem, 2013

Grupo *diecki*

- T. diecki* Ehlers, 1883
- T. santschii* Normand, 1915
- T. armata* Coiffait, 1969
- T. besucheti* Vigna-Taglianti, 1972
- T. carmenae* Zaballos & Ruíz-Tapiador, 1995
- T. farinosae* Zaballos & Ruíz-Tapiador, 1997
- T. gonzaloi* Ortuño, 2005
- T. lunai* Serrano & Aguiar, 2006
- T. rochapitei* Serrano & Aguiar, 2008
- T. martini* Andújar, Lencina & Serrano, 2008
- T. deferreri* Zaballos & Pérez-González, 2011

Grupo *outereloi*

- T. outereloi* Novoa, 1978
- T. belenae* Zaballos, 1983
- T. intermedia* Zaballos, 1986
- T. toribioi* Ortuño, 1988
- T. jeannei* Zaballos, 1989
- T. bullaquensis* Zaballos & Ruíz-Tapiador, 1997
- T. atienzai* Zaballos & Ruíz-Tapiador, 1997
- T. estrellae* Zaballos & Ruíz-Tapiador, 1997
- T. navarica* Zaballos & Wrase, 1988
- T. laurentii* Magrini, 2000
- T. bazi* Ortuño, 2000
- T. singularis* Serrano & Aguiar, 2000
- T. gomesalvesi* Serrano & Aguiar, 2002
- T. elenae* Serrano & Aguiar, 2002

Grupo *quadridentata*

- T. quadridentata* (Coiffait, 1969)
- T. crespai* Serrano & Aguiar, 2008
- T. baeturica* Pérez-González & Zaballos, 2013
- T. scrofa* Pérez-González & Zaballos, 2013
- T. tetramera* Pérez-González & Zaballos, 2013

Incertae sedis

- T. simoni* Ganglbauer, 1900

Tabla 1. Sistemática interna de las especies descritas de *Typhlocharis*, previa a este trabajo. Se indican los grupos de especies según ZABALLOS & RUÍZ-TAPIADOR (1997), ZABALLOS & WRASE (1998), ORTUÑO & GILGADO (2011) y PÉREZ-GONZÁLEZ & ZABALLOS (2013c).

1.5. EL MEDIO ENDÓGEO

GIACHINO & VAILATI (2010) establecen que, en sentido amplio, el medio endógeo (literalmente “dentro del suelo”) puede identificarse con el concepto de suelo, por contraposición a los medios epígeo (“fuera, encima del suelo”) e hipógeo (literalmente, “debajo del suelo”, asociado a los huecos y espacios abiertos de la roca madre como cavernas y fisuras). La fauna que habita de forma permanente en este medio se denomina fauna endógea y presenta adaptaciones específicas a las particulares condiciones de este entorno. Algunas de las más evidentes son la pérdida de los ojos, pérdida de alas, pérdida de pigmentación, reducción de la esclerotización del tegumento, incremento de estructuras sensoriales táctiles, acortamiento de los apéndices y reducción del tamaño corporal, entre otras (JEFFERY *et al.*, 2010).

1.5.1. Estructura física del suelo

El suelo es un sistema complejo y dinámico formado por la interacción de materia orgánica e inorgánica. PARISI (1979) lo define como un estrato de rocas sedimentarias de cierta granulometría mezclado con sustancias orgánicas en distintos niveles estructurales.

Las fracciones que lo componen (mineral y orgánica) se distribuyen en estratos u horizontes diferenciables; las partículas se agregan y la estructura general forma un retículo poroso con espacios para gases y líquidos. Esta distribución sigue un gradiente vertical en el que los aportes de agua y materia orgánica llegan desde arriba, lo que hace que en todos los suelos se reconozcan una serie de horizontes edáficos entre la materia orgánica superficial y la roca madre (DUCHAUFOR, 1975; EISENBEIS & WICHARD, 1987; PARISI, 1979) (Fig. 10A):

- **Horizonte A:** comprende las capas superficiales del suelo, en las que predomina la materia orgánica en distinto grado del proceso de humificación. En ocasiones se diferencia como horizonte 0 o A-0 al estrato más superficial, donde la materia orgánica apenas ha empezado a descomponerse (hojarasca). Por lo general, es de color oscuro y en él se encuentra la mayor parte de la rizosfera.
- **Horizonte B:** incluye capas más profundas, con predominio de materia inorgánica. Los aportes de materia orgánica procedentes de estratos superiores se integran con materia mineral muy alterada. Por lo general, es de color más claro que el horizonte A.
- **Horizonte C:** formado por roca madre en distintas fases de alteración. Debajo se encuentra la roca madre inalterada, a la que a veces se denomina horizonte D. Entre el horizonte C y la roca madre existe toda una red de espacios que abarcan desde fisuras de pocos milímetros hasta cuevas de decenas de metros. En las interfases entre esta red y el suelo pueden formarse los denominados Medios Subterráneos Superficiales (MSS) (JUBERTHIE *et al.*, 1980).

El grosor, composición y estructura de los suelos depende de multitud de factores (JENNY, 1994). La litología del territorio determinará el tipo de roca madre y los aportes de materia inorgánica (influyendo en el pH, en la textura, etc.). Los organismos determinarán los aportes de materia orgánica y su integración al suelo, siendo muy diferentes en función del tipo de vegetación (bosques, praderas, composición florística, etc.), la composición faunística y la microbiota. El clima, particularmente la temperatura y la precipitación, condiciona los aportes de agua y la meteorización de la roca madre. La

topografía también es importante, la inclinación del terreno afecta a los procesos de erosión, al flujo de agua y a la estabilidad de los suelos.

Esto genera una gran variedad de tipos de suelo y con ellos multitud de microambientes aptos para la fauna.

1.5.2. Condiciones del medio endógeo

Desde nuestra escala es muy difícil visualizar la enorme complejidad del medio endógeo y la gran biodiversidad que lo habita. En apenas un metro cúbico de suelo es posible encontrar más animales que en cualquier zoológico, tanto en abundancia como en número de especies. Estos seres tienen que encontrar alimento, pareja y moverse en un entorno hostil con unas condiciones apenas imaginables para nosotros (JEANNEL, 1963):

- **Oscuridad** permanente. La luz no penetra en el suelo, lo que obliga a la fauna a guiarse siempre mediante estímulos sensoriales táctiles o químicos.
- **Temperatura** baja y relativamente constante. La insolación solo afecta a los primeros centímetros de suelo, por lo que la temperatura en el interior del suelo es menor que en la superficie. Las oscilaciones térmicas son mucho más suaves cuanto mayor es la profundidad y la temperatura tiende a estabilizarse, con pocos cambios a lo largo del año.
- **Humedad** variable, sometida a oscilaciones diarias y estacionales. Un mismo punto del espacio puede secarse o encharcarse en función del momento y al igual que la temperatura, las oscilaciones se suavizan con la profundidad. Esto favorece que la fauna endógea se encuentre en constante desplazamiento, en una búsqueda activa de las condiciones adecuadas (humedad cercana al punto de saturación).
- **Escala del espacio.** También es un factor importante en la percepción de este medio. Los propios poros del suelo, las galerías dejadas por lombrices, los huecos entre raíces o el espacio que queda debajo de una piedra pueden suponer espacios increíblemente amplios para animales que rozan el milímetro. Además, la mayoría de animales endógeos no son excavadores y se desplazan en los huecos existentes.

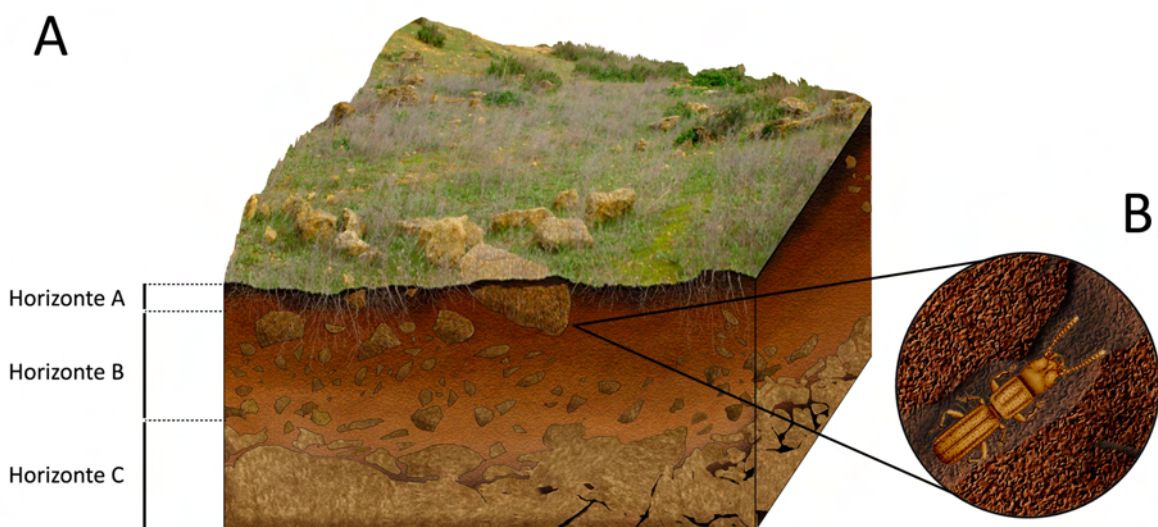


Fig. 10. A.- Sección esquemática mostrando los diferentes horizontes edáficos en un hábitat típico para *Typhlocharis*. B.- Detalle de un *Typhlocharis* desplazándose por las fisuras del terreno.

- **Estabilidad.** Los primeros centímetros del suelo actúan como una barrera protectora y las fluctuaciones ambientales en su interior son siempre más graduales que en la superficie. Incluso es un medio con alta resistencia a los incendios, que afectan fundamentalmente a las capas más superficiales (NEARY *et al.*, 2005).

Entender estas condiciones es importante para entender el contexto evolutivo de estos animales.

1.5.3. Los Carábidos y el medio endógeo

La mayor parte de los carábidos pasan sus ciclos vitales, total o parcialmente en el suelo (EISENBEIS & WICHARD, 1987; JEFFERY *et al.* 2010). Se conocen más de 1000 especies (SCHULDIT & ASSMAN, 2011) de diferentes grupos (Reicheiina, Trechini, Zuphiini, Paussinae, Lovricinii o Anillini entre otros) con adaptaciones específicas a los hábitats endógeos y subterráneos (GREBENNIKOV *et al.*, 2009; FAILLE *et al.*, 2010; BAEHR, 2014; GUEORGUIEV, 2014; GIACHINO *et al.*, 2011).

Anillini es el grupo que más se ha especializado en explotar los recursos del medio endógeo durante todo su ciclo vital y todo el grupo presenta, en mayor o menor grado, adaptaciones a la vida endógea (JEANNEL, 1963). Se consideran parte de la mesofauna (organismos entre 0,1 y 2 mm) y macrofauna (organismos de más de 2 mm) del suelo (JEFFERY *et al.*, 2010).

Hay formas húmicas y habitantes de la hojarasca (ej. *Geocharidius* Jeannel, 1963, *Zapotecanillus* Sokolov, 2013) (SOKOLOV & KAVANAUGH, 2014; SOKOLOV, 2013); formas endógeas más o menos estrictas (ej. *Pseudanillus* Bedel, 1986, *Geocharis* Ehlers, 1883, *Typhlocharis* Dieck, 1869) (ZABALLOS & BANDA, 2000; ZABALLOS, 2005; JEANNEL, 1963) y formas hipógeas y cavernícolas (ej. *Iberanillus* Español, 1971, algunas especies de *Microtyphlus* Linder, 1863, e *Hypotyphlus* Jeannel, 1937) (ORTUÑO & SENDRA, 2011). También se han citado en MSS estrictos (ej. *Prioniomus* Jeannel, 1937) (GIACHINO & VAILATI, 2012) y medios similares en cauces secos (ej. *Geocharis amicorum* Zaballo, 1998) (ZABALLOS, 1998).

En ocasiones pueden encontrarse fuera de su medio habitual. JEANNEL (1963) menciona que, en condiciones adecuadas de humedad, ha llegado a ver “ejemplares de *Microtyphlus schaumii* (Saulcy, 1863) y *Anillus convexus* Saulcy, 1864 correteando en superficie, entre pequeños guijarros en un olivar”. ORTUÑO & SENDRA (2007) citan una comunicación personal de P. BARRANCOS sobre la captura de un *Geocharis* en el suelo de una cueva.

No es raro que especies muy próximas se adapten a distintos entornos y su morfología cambie de forma significativa. ORTUÑO & SENDRA (2011) evaluaron el caso de *Microtyphlus*, concluyendo que las especies hipógeas (antes incluidas en los géneros *Speleotyphlus* Jeanne, 1973 y *Aphaenotyphlus* Español & Comas, 1985) presentan muy poca variabilidad respecto a las especies endógeas más allá de unas proporciones corporales adaptadas a la vida en cuevas en lugar de suelo (por ejemplo, patas y antenas más largas y esbeltas).

Dentro de las formas endógeas, JEANNE (1973) sugirió una tendencia a la reducción del tamaño corporal, asociada a la reducción de setas de la serie umbilcada de los élitros y la aparición de denticulos en el ápice de los élitros, como se observa en *Typhlocharis*. Según ZABALLOS (1989b), esta tendencia sería propia de un mayor grado de adaptación al medio endógeo y podría manifestarse con la preferencia de las especies por vivir en la cara interna de piedras hundidas (los menos estrictamente adaptados) o en estratos profundos del suelo (los más estrictamente adaptados).

Las especies de mayor tamaño y con un diseño corporal “tipo carábido” (patas largas y cuerpos poco deprimidos), menos adaptadas al suelo profundo, desempeñarían su actividad en huecos relativamente amplios como los espacios bajo piedras. Por el contrario, los linajes con actividad en huecos más estrechos, fisuras y poros, reducirían su tamaño corporal, adquiriendo formas más rectangulares o tubulares (patas cortas y cuerpos deprimidos y paralelos). *Typhlocharis* es un buen ejemplo para comprobar la validez de esta premisa, por su elevado número de especies y porque toda su morfología está particularmente bien adaptada a vivir en los poros, fisuras y galerías del suelo (Fig. 10B).

1.6. BIOLOGÍA DE *Typhlocharis*

1.6.1. El hábitat de *Typhlocharis*

Typhlocharis habita los horizontes A y B del suelo (ORTUÑO, 2000; ORTUÑO, 2005; ANDÚJAR *et al.*, 2008; ORTUÑO & GILGADO, 2011) (Fig.10). La mayoría de las especies se han recolectado en suelos arcillosos (típicamente de color marrón rojizo, pero también en suelos grisáceos o de color pardo oscuro) y generalmente se cogen a menos de 50 cm de profundidad (NOVOA, 1978; ZABALLOS, 1983; MAGRINI, 2000).

Suelen aparecer tanto en la superficie inferior de piedras grandes, profundamente encajadas en el sustrato, como en el suelo circundante (Fig. 10) (ZABALLOS & WRASE, 1998; MAGRINI, 2000; ZABALLOS & BANDA, 2001; SERRANO & AGUIAR, 2000, 2001, 2006a,b, 2008a, 2014; SERRANO *et al.*, 2005; ZABALLOS & PÉREZ-GONZÁLEZ, 2010b, 2011a,b; PÉREZ-GONZÁLEZ & ZABALLOS, 2013a,c; PÉREZ-GONZÁLEZ *et al.*, 2013). Excepcionalmente pueden capturarse muy cerca de la superficie, bajo pequeñas piedras apenas encajadas en el suelo (J. P. ZABALLOS y S. PÉREZ, *pers obs.*) o asociados a las raíces de plantas capaces de retener humedad (ej. *Agave* L.) (ZABALLOS & PÉREZ-GONZÁLEZ, 2010a).

ZABALLOS & RUIZ TAPIADOR (1997) destacan los taludes de ríos y arroyos de aguas temporales como lugares especialmente favorables para encontrar *Typhlocharis*. Este tipo de taludes, suponen “ventanas de acceso” al suelo más profundo gracias a las que han podido capturarse varias especies (ZABALLOS, 1983; ZABALLOS & JEANNE, 1987; ZABALLOS & RUIZ TAPIADOR, 1997; ORTUÑO, 2005). Algunas especies han aparecido en taludes con suelos arenosos (ZABALLOS, 1986b; ZABALLOS & JEANNE, 1987; ORTUÑO, 1988), otras en zonas con suelos margosos blancos o grisáceos (ANDÚJAR *et al.*, 2010; ORTUÑO & GILGADO, 2011), ramblas (ANDÚJAR *et al.*, 2008) e incluso hay una especie de suelos salinos (NORMAND, 1915).

El tipo de sustrato y la litología no parecen condicionar la presencia del género y se han recolectado ejemplares tanto en sustratos calizos (NOVOA, 1978; ORTUÑO, 2005; ORTUÑO & GILGADO, 2011; SERRANO & AGUIAR, 2014) como pizarrosos o graníticos (ORTUÑO, 2000; PÉREZ-GONZÁLEZ & ZABALLOS, 2013a,c; PÉREZ-GONZÁLEZ *et al.*, 2013; SERRANO & AGUIAR, 2014). Sin embargo, aún se desconoce la influencia de este factor a nivel de especie y es posible que diferentes especies tengan preferencias por diferente tipo de sustrato. La captura de *T. outereloi* Novoa, 1978 en terreno calizo y de *T. bazi* Ortuño, 2000 en terreno pizarroso, dos especies muy cercanas geográficamente, podría apoyar esta hipótesis, pero los datos disponibles actualmente son insuficientes para extraer conclusiones.

La humedad condiciona profundamente la presencia de *Typhlocharis*. Siempre se capturan en suelos húmedos o muy húmedos, pero no saturados (e.g. ZABALLOS, 1983; ZABALLOS & WRASE, 1998; ORTUÑO, 1988). ZABALLOS (1986a, b) menciona que puede ser necesario cavar profundamente para alcanzar estas condiciones en los meses más secos.

MAGRINI (2000) llama la atención sobre lo inusual de la captura de dos especies en una zona “de extrema aridez” (el matorral seco almeriense), pero incluso en este tipo de zonas aparecen puntos que mantienen el grado de humedad necesario, como las surgencias de arroyos (ANDÚJAR *et al.*, 2008, 2010; ORTUÑO & GILGADO, 2011). En este tipo de ambientes suelen darse suelos esponjosos, asociados a una densa rizosfera de gramíneas que crecen en torno a las surgencias.

Typhlocharis muestra una gran capacidad de supervivencia a permanecer sumergidos en agua (ORTUÑO, 2000; ORTUÑO & GILGADO, 2011), algo esperable en animales que viven en suelos que pueden encharcarse por completo y que también podría explicar su distribución y expansión a lo largo de las cuencas hidrográficas (ORTUÑO & GILGADO, 2011).

Se desconoce si la temperatura ejerce algún efecto en estos animales. El único registro de temperatura publicado (ORTUÑO & GILGADO, 2011) da 14,4°C a 15 cm de profundidad, con 22-24°C en el exterior (Abril).

La mayor parte del género vive a baja altitud (por debajo de 1000 m). Sólo una especie (*T. besucheti* Vigna-Taglianti, 1972) ha sido citada por encima de 2000 m (VIGNA-TAGLIANTI, 1972).

La vegetación asociada a las localidades con presencia de *Typhlocharis* es muy variada pero siempre se da en suelos bien formados y generalmente influidos por las aguas de escorrentía. Se encuentran tanto en zonas abiertas con cobertura herbácea (pastizales, cardonales, prados), como en zonas con cobertura arbustiva y en zonas con cobertura arbórea más o menos densa (bosques, dehesas).

La formación más típica en la distribución de *Typhlocharis* es el bosque mediterráneo, tanto natural como influido por acción humana (dehesas ganaderas, cultivos, reforestaciones). En el estrato arbóreo, son dominantes los encinares (*Quercus ilex* L.), los alcornoques (*Quercus suber* L.) y los olivares (*Olea europaea* L.), que aparecen acompañados de otras especies arbóreas secundarias como la coscoja (*Quercus coccifera* L.), el almendro (*Prunus dulcis* (Mill.) D.A. Webb), el lentisco (*Pistacia lentiscus* L.), el algarrobo (*Ceratonia siliqua* L.) o el espinillo albar (*Crataegus monogyna* Jacq.) (ZABALLOS & RUIZ TAPIADOR, 1997; ZABALLOS & JEANNE, 1987; ZABALLOS & BANDA, 2001; ORTUÑO, 2000; SERRANO & AGUIAR, 2000, 2001, 2006a,b, 2008, 2014; PÉREZ-GONZÁLEZ & ZABALLOS, 2013a,c). El estrato arbustivo suele estar dominado por las jaras (*Cistus ladanifer* L., *C. crispus* L.) y las retamas (*Retama* Raf., *Cytisus* Desf.). Cerca del agua son comunes los juncos (*Juncus* L.) y ocasionalmente adelfas (*Nerium oleander* L.), tamujos (*Flueggea tinctoria* (L.) G.L. Webster) o zarzas (*Rubus* L.). En las zonas más meridionales es frecuente el palmito (*Chamaerops humilis* L.) y en las más áridas las labiadas aromáticas (*Rosmarinus* L., *Lavandula* L.) (e.g. ZABALLOS & BANDA, 2001; ORTUÑO & GILGADO, 2011; ORTUÑO, 2000; PÉREZ-GONZÁLEZ & ZABALLOS, 2013c; SERRANO & AGUIAR, 2014). El estrato más bajo se compone de diversas herbáceas, cardos y gramíneas. Destaca la presencia del asfodelo (*Asphodelus* L.), frecuente en los hábitats con presencia de *Typhlocharis* (ORTUÑO, 2000; ZABALLOS & PÉREZ-GONZÁLEZ, 2010b, 2011a,b; PÉREZ-GONZÁLEZ & ZABALLOS, 2013a,c; PÉREZ-GONZÁLEZ *et al.*, 2013).

En ocasiones aparecen especies de *Typhlocharis* en zonas con formaciones boscosas más inusuales. ZABALLOS & WRASE (1988) citan capturas en pastizales con hayas aisladas (*Fagus sylvatica* L.) y en zonas arbustivas con boj (*Buxus sempervirens* L.). HERNANDO *et al.* (2006) muestrearon con éxito en bosques mixtos de hayas, olmos (*Ulmus* sp. L.) y fresno (*Fraxinus* sp. L.); robledales (*Quercus robur* L.), con encinas, avellanos (*Corylus avellana* L.), espinillo albar y arces (*Acer* sp. L.) y bajo castaños (*Castanea sativa* Mill.). ORTUÑO & GILGADO (2011) y ANDÚJAR *et al.* (2008) mencionan la presencia de *Pinus halepensis* Mill. NORMAND (1915) cita una vegetación fundamentalmente halófila (Salsolaceae).

En zonas más secas aparece una particular formación consistente en surgencias de agua dulce rodeadas de gramíneas (*Brachypodium phoenicoides* (L.) Roem. Et Schultes, *Imperata cylindrica* (L.) Beauv.) (ANDÚJAR *et al.*, 2008).

1.6.2. Distribución y biogeografía

Typhlocharis es un endemismo del paleártico occidental. Se distribuye en la península Ibérica (46 especies en España y 16 en Portugal) y en el norte de África (2 especies en Marruecos y 1 en Túnez) (Fig. 11). Nunca se ha encontrado fuera de la península ibérica y norte de África, a pesar del intensivo muestreo que han tenido otras zonas del mediterráneo con presencia de Anillina, como Francia, Italia o Grecia.

Por el pequeño tamaño y la forma corporal del género se le supone una reducida capacidad de dispersión y, por lo tanto, sería factible encontrar un alto grado de microendemidad, sometida a especiación alopátrica. Sin embargo, varias especies y grupos de especies presentan distribuciones amplias (del orden de cientos de kilómetros cuadrados para animales de un milímetro de longitud) como *Typhlocharis carpetana*, *T. portilloi*, *T. elenae*, *T. silvanoides*, *T. armata* o las especies del **grupo baetica** (ZABALLOS, 1989b; SERRANO & AGUIAR, 2002; PÉREZ-GONZÁLEZ & ZABALLOS, 2010b, 2011b; PÉREZ-GONZÁLEZ & ZABALLOS, 2013a, c). Se ha sugerido que este fenómeno podría explicarse de forma satisfactoria mediante mecanismos de dispersión por hidrocoria, es decir, utilizando vías de agua (ORTUÑO & GILGADO, 2011).

También se han descrito dos casos de vicarianza en el género, con poblaciones de *T. silvanoides* y *T. armata* separadas por el Estrecho de Gibraltar (ZABALLOS & PÉREZ-GONZÁLEZ, 2010b, ZABALLOS & PÉREZ-GONZÁLEZ, 2011a).



Fig. 11. Mapa de distribución de las especies descritas de *Typhlocharis*.

1.6.3. Origen e historia evolutiva del género

JEANNEL (1937, 1963) y JEANNE (1973) se basaron en criterios biogeográficos para atribuir una antigüedad de unos 50-100 millones de años al conjunto de la tribu Anillini, con un probable origen en el supercontinente Gondwana (JEANNEL, 1937) seguido de una diversificación y expansión que explicaría su actual presencia a nivel mundial.

JEANNEL (1963), relacionando los eventos climáticos con la colonización del medio endógeo por los ancestros del grupo, planteó un escenario evolutivo para *Typhlocharis* en el que linajes de origen antiguo llegarían al norte de África a finales del Cretácico-principios del Paleoceno (65 m.a.) y posteriormente se expandirían hacia la península Ibérica en torno al Oligoceno-Mioceno (ZABALLOS & BANDA, 2001). ORTUÑO & GILGADO, (2011) sugieren un origen más reciente para el grupo, a finales del Oligoceno (25 m.a.). Si tenemos en cuenta que las especies con rasgos considerados más basales dentro del género tienen una distribución principalmente bético-rifeña (JEANNEL, 1937), no es descabellado proponer que el género tiene un origen ligado a dicho macizo, que se remonta hasta el Oligoceno, y que la expansión de sus especies al resto de la península y norte de África estuviera relacionada con los eventos del Messiniense (Mioceno).

Las evidencias de vicarianza entre las poblaciones de dos especies de *Typhlocharis* a ambos lados del Estrecho de Gibraltar (ZABALLOS & PÉREZ-GONZÁLEZ, 2010b, 2011a) refuerzan la idea de una distribución ligada a los eventos del Messiniense (7,2-5,3 m.a.), particularmente al periodo en el que el Mediterráneo se secó y existieron conexiones de tierra entre la península Ibérica y el norte de África. Este fenómeno es significativo, ya que implica un ritmo de especiación lento para estas especies. Atendiendo a los datos paleontológicos, la última vez que ambas masas de tierra (y por tanto las poblaciones de animales endógeos que las habitan) estuvieron en contacto fue en el Mioceno superior (5,6-5,3 m.a) (GARCÍA-CASTELLANOS *et al.*, 2009). Estas poblaciones pertenecen a especies con una morfología “basal” según los criterios de JEANNE (1973) (SERRANO & AGUIAR, 2006a, b) y apoyan la hipótesis de un origen bético-rifeño del género (JEANNEL, 1963; ZABALLOS & FARINÓS, 1995; ANDÚJAR *et al.*, 2008; SERRANO & AGUIAR, 2008a).

ZABALLOS (1989b) propuso que la distribución de *Typhlocharis* es indicativa de tres tendencias evolutivas: una línea ligada al macizo Bético-Rifeño, de mayor tamaño y con adaptaciones menos estrictas a la vida endógea, compuesta por especies de los **grupos silvanoides, diecki y baetica**; una línea ligada al macizo Lusitánico, con adaptaciones más estrictas a la vida endógea y menor tamaño, compuesta por especies de los **grupos diecki, carpetana, monastica, outerelei y gomezi**; y una línea asociada al macizo Numídico, representada por *T. simoni* y *T. santschii*.

PÉREZ-GONZÁLEZ & ZABALLOS (2012) llaman la atención sobre la distribución de *T. santschii* que resulta llamativa, no sólo por lo alejado que aparece del resto del género, sino porque presenta más afinidades morfológicas con especies que habitan el interior de la península Ibérica (e.g. *T. outerelei*, *T. fozcoaensis*) que con aquellas del norte de África (*T. silvanoides* y *T. armata*). Este patrón geográfico puede explicarse, o bien por conexiones directas a través del Mediterraneo durante la sequía del Messiniense (ROUCHY & CARUSO, 2006); o bien por una expansión gradual dispersándose por el norte de África a partir del macizo bético-rifeño.

Recientemente se han obtenido los primeros datos de una filogenia molecular calibrada para Anillini (ANDÚJAR *et al.*, 2016), que sitúa el origen de la tribu en torno a los 103 m. a., lo que es compatible con el origen gondwanaico postulado por JEANNEL (1937), y el origen de *Typhlocharis* en torno a los 65 m.a., acorde con la propuesta de ZABALLOS & BANDA (2001).

1.6.4. Ciclo vital

El ciclo vital de los Anillini aún es desconocido. No se dispone de ninguna información sobre su duración, el aspecto de los huevos o la fase de pupa y sólo se conoce alguna de las fases larvarias en dos géneros: *Geocharidius* y *Typhlocharis* (ARNDT *et al.*, 1999; GREBENNIKOV, 2002 y ANDÚJAR *et al.*, 2010). El trabajo de ANDÚJAR *et al.* (2010) fue el primero en asignar con total certeza, utilizando secuencias de ADN, la correspondencia de una larva de Anillini con el imago de su misma especie (*Typhlocharis toletana*).

Es notable que las larvas de *Typhlocharis* se hayan cogido junto con ejemplares adultos (ARNDT *et al.*, 1999; ANDÚJAR *et al.*, 2010). Los experimentos en cautividad (ORTUÑO, 2000, Zaballos y Pérez-González *pers. obs.*) muestran que los adultos sobreviven hasta 30 días, en ausencia de alimento y sumergidos en agua. Aún con una información tan escueta, esto parece indicar que no presentan ciclos demasiado cortos y que las distintas fases del ciclo pueden coexistir.

OBJETIVOS

El objetivo principal de esta Tesis es la revisión taxonómica de *Typhlocharis* y el planteamiento de hipótesis filogenéticas que permitan reorganizar la sistemática interna del género. Para ello se han seguido una serie de objetivos parciales:

Revisión del género

- **Reunir material de colecciones y capturar nuevo material.** Intentar conseguir ejemplares de las especies ya descritas con el fin de obtener la mejor representación posible de la diversidad de *Typhlocharis*.
- **Estudiar y describir en detalle la morfología del género.** En los últimos años se han descrito caracteres morfológicos inéditos con potencial taxonómico. Es necesaria una revisión general de la morfología del género para encontrar y describir todos aquellos caracteres que puedan aportar información para diferenciar especies.
- **Homogeneizar los criterios de estudio y facilitar la comparación entre especies.** Muchos de los caracteres morfológicos descritos previamente necesitan ser revisados, evaluados y homogeneizados con los mencionados en el apartado anterior, de forma comparativa en todo el género.
- **Actualizar las descripciones de las especies del género.** El aumento en el nivel de detalle de las descripciones y la incorporación de nuevas técnicas al estudio del material hace que las descripciones más antiguas estén incompletas.
- **Identificar todo el material recopilado y describir nuevas especies.**
- **Ampliar los datos de distribución geográfica del género.**

Filogenia del género

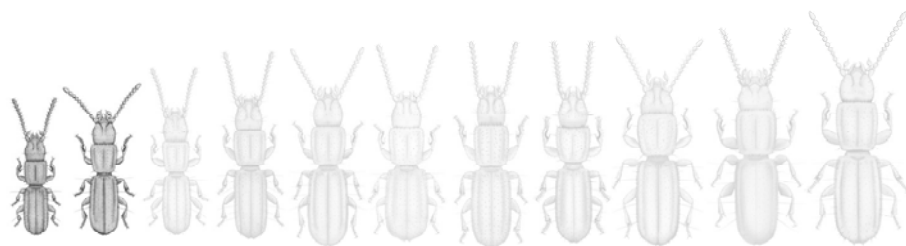
- **Obtener una hipótesis filogenética basada en caracteres morfológicos.** A contrastar con los datos moleculares. El conocimiento profundo del grupo y su variabilidad morfológica es clave en el reconocimiento de las diferentes especies. Se espera responder a cuestiones como la presencia de estructuras homoplásicas o el efecto de la variabilidad morfológica intraespecífica.
- **Obtener una hipótesis filogenética basada en datos moleculares.** A contrastar con los datos morfológicos. Se espera responder a cuestiones como la monofilia del género y permitirá evaluar la presencia de especies crípticas en el género, un aspecto relevante que podría cambiar la percepción de las propuestas taxonómicas actuales.
- **Plantear una hipótesis filogenética de evidencia total.** Combinando los resultados morfológicos y moleculares. Este trabajo constituiría la primera aproximación a una filogenia exhaustiva para resolver las relaciones internas en un género de Anillini.
- **Identificar los caracteres con señal filogenética y su evolución en el género.** Se espera identificar y describir las apomorfías de los clados resultantes.
- **Comprobar la validez de los grupos de especies establecidos.** Los grupos de especies existentes no se concibieron como reflejo de las relaciones entre especies, pero es posible que alguno de ellos sea un grupo natural monofilético.

- **Plantear una nueva propuesta sistemática en base a los resultados obtenidos.**
- **Aportar información sobre la historia evolutiva del género.**

Biología del género

- **Aportar nuevos datos sobre la biología del género.** La poca información disponible sobre la biología y ecología de estos animales supone una información de gran valor. La oportunidad de obtener ejemplares vivos permitirá aportar algunos datos nuevos.

2



Material y Métodos

2.1. MATERIAL ESTUDIADO

En el transcurso de este trabajo se han estudiado más de 3000 ejemplares de *Typhlocharis*, procedentes tanto de colecciones como de nuevas capturas.

La consulta de ejemplares depositados en colecciones ha permitido redescubrir y actualizar la información morfológica disponible de todas las especies conocidas en el género. Se ha podido acceder y trabajar directamente con material tipo en 56 de las 61 especies descritas (Tabla II, Apéndice I) y, siempre que el número de ejemplares lo ha permitido, se han examinado un mínimo de un macho y una hembra de cada especie. Para minimizar los efectos de la potencial variabilidad intraespecífica en los caracteres morfológicos, se aumentó el número de ejemplares estudiados siempre que fue posible (en especies con series abundantes).

Toda la información relativa a los ejemplares estudiados se encuentra en la Tabla II (Apéndice I) y en las descripciones de cada especie. *Typhlocharis simoni* Ganglbauer, 1900, considerada *incertae sedis* (ZABALLOS, 2003), se ha excluido de los análisis.

Museos y colecciones

Se ha tenido acceso, mediante préstamo o cesión, a material procedente de las siguientes colecciones: Coll. A.R.M. Serrano, Universidade de Lisboa (**ARS**); Coll. C. Andújar (**CA**); Coll. Zoología de la Universidad de León (**CZULE**); Deutsche Entomologisches Institut (**DEI**); Coll. D.Wrase (**DW**); Coll. J.L. Lencina (**JLL**); Coll. J.P. Zaballos, Universidad Complutense de Madrid (**JPZ**); Museum für Naturkunde, Berlin (**MFNB**); Muséum d'histoire naturelle, Genève (**MHNG**); Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid (**MNCN**); Muséum national d'Histoire Naturelle de Paris (**MNHNP**); Natural History Museum, London (**NHM**); Coll. Olegario del Junco (**OJ**); Coll. I. Ruiz-Tapiador (**RT**) y Coll. S. Pérez-González, Universidad Complutense de Madrid (**SPG**).



Fig. 12. Localidades muestreadas (ver Tabla I).

Nueva captura

El material inédito procede de diversas campañas de muestreo efectuadas durante el transcurso de este trabajo (2010-2015). La colaboración con el equipo de C. Andújar (NHM), a partir de 2014, ha permitido multiplicar los esfuerzos de muestreo y añadir material muy valioso al estudio. También se ha tenido acceso a ejemplares aislados, facilitados por otros captadores: J. Arribas, P. Arribas, A. Castro, A. Faille, S. Ghannem, C. Hernando, J.L. Lencina e I. Ruiz Tapiador. La procedencia del material se indica en la Tabla II (Apéndice I).

Estos ejemplares están depositados principalmente en las colecciones **JPZ**, **SPG** (UCM), y **CA** (NHM). Parte de las series típicas del material procedente de estas capturas que ya ha sido formalmente descrito ha sido cedido a las colecciones **ARS**, **DW**, **MNCN**, **NHM**, **OJ**, y **RT**.

Procedimientos de muestreo

Entre los años 2010 y 2015 se efectuaron un total de 244 muestreos, repartidos en 31 campañas (Fig. 12, Tabla I, Apéndice I) y tres países: España, Portugal y Túnez. Se obtuvieron *Typhlocharis* en 85 de los muestreos. En 9 de los muestreos sólo se recuperaron restos y fragmentos (élitros, pronotos, ventritos, etc.) que permiten certificar la presencia del género en la localidad, pero son insuficientes para su estudio.

Caracterización de los lugares de muestreo

La elección de las localidades de muestreo se basa en la búsqueda de una serie de condiciones. La experiencia adquirida en años de capturas por diferentes investigadores ha permitido reconocer una serie de características típicas en determinadas “*facies*” de terreno que suelen ofrecer buenos resultados para la captura de *Typhlocharis*. Estas “*facies*” pueden categorizarse en una serie de paisajes característicos y reconocibles (Fig. 13):

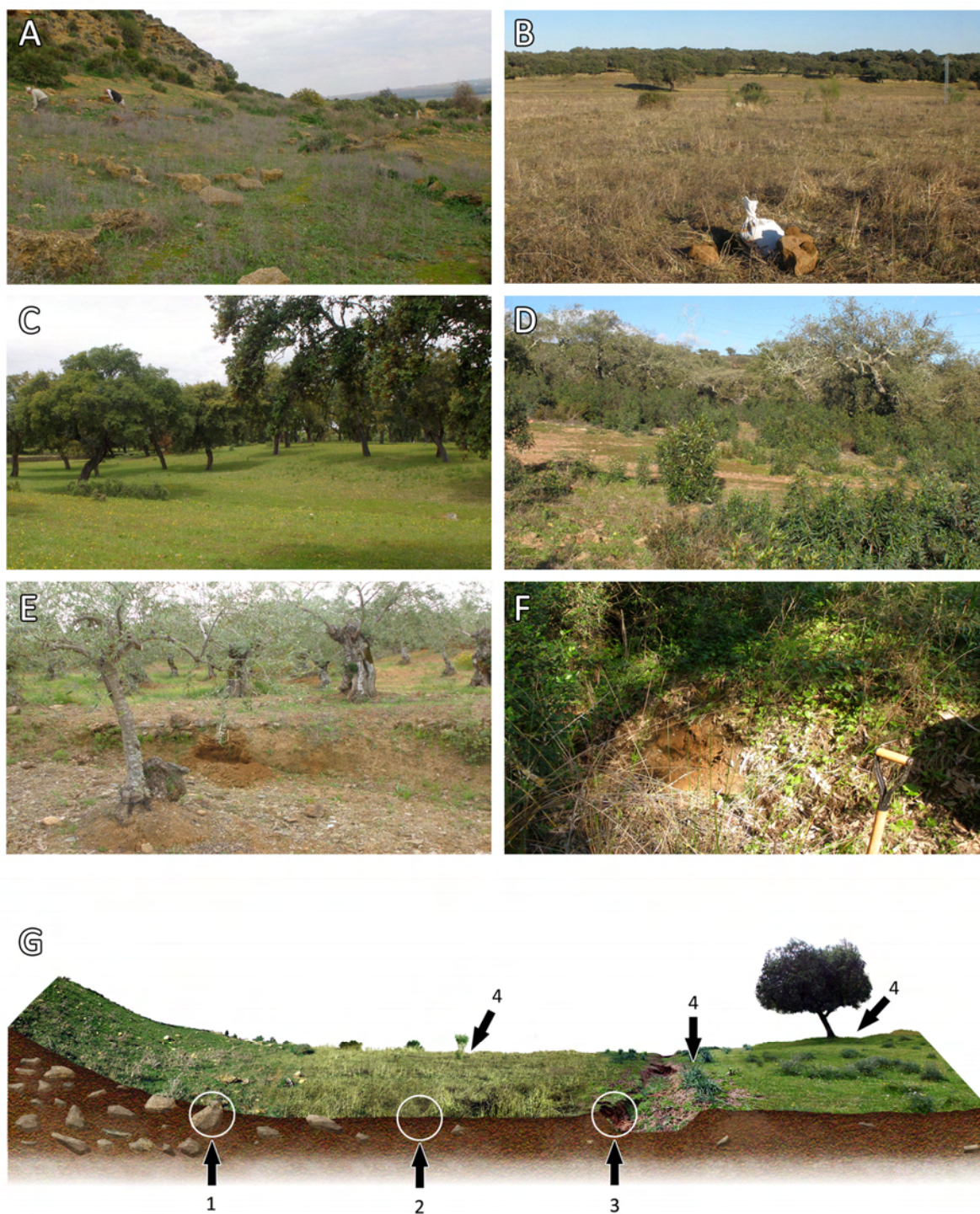


Fig. 13. Caracterización de los lugares de muestro. A-F.-Paisajes típicos para la captura de *Typhlocharis*: A.- Cardonal (Carmona, Sevilla). B.- Pastizal o pradera (Higuera de Vargas, Badajoz). C.- Dehesa de encina (Santa Cruz de Paniagua, Cáceres), D.- Jaral (Trujillanos, Cáceres), E.- Olivar (Santa Cruz de Paniagua, Cáceres), F.- Ribera (Pedro Abad, Córdoba). G.- Idealización de una localidad con presencia de *Typhlocharis*, señalando los puntos más idóneos para el muestreo: piedras encajadas en el sustrato (1), suelo descubierto (2), taludes (3), base de plantas capaces de mantener humedad en sus raíces (4).

- **Cardonales** (Fig 13 A): zonas abiertas, en llano o en ladera, cubiertas por vegetación herbácea generalmente rala. Abundan los cardos y diversas plantas terófitas. Aparecen esporádicamente plantas de mayor tamaño como asdófelos (*Asphodelus* sp. L.) o retamas (*Retama* sp. Raf.) pero nunca hay cobertura arbórea. La presencia de palmitos (*Chamaerops humilis* L.) y chumberas (*Opuntia* sp. Mill.) es muy frecuente en las zonas del sur peninsular.
- **Pastizales** (Fig 13 B): muy semejantes a los cardonales, pero con una mayor representación de gramíneas formando una cobertura herbácea de mayor altura.
- **Dehesa abierta** (Fig 13 C): generalmente terrenos de ganadería con vegetación formada por encinas (*Quercus ilex* L.) o alcornoques (*Quercus suber* L.) dispersos en un entorno de praderas con una vegetación herbácea similar a los cardonales. Son muy comunes el asdófelos (*Asphodelus* sp. L.) y la retama (*Retama* sp. Raf.). En las zonas más húmedas pueden aparecer juncos (*Juncus* sp. L.).
- **Jarales** (Fig 13 D): zonas de vegetación arbustiva bastante densa, compuesta por jaras *Cistus ladanifer* L., frecuentemente acompañadas por encinas (*Quercus ilex* L.) o alcornoques (*Quercus suber* L.) esporádicos o formando bosques.
- **Olivares** (Fig 13 E): generalmente campos de cultivo dedicados a la recolección de la aceituna (*Olea europea* L.). La vegetación acompañante es muy similar a la de las dehesas.
- **Riberas** (Fig 13 F): terrenos con influencia directa de cursos de agua permanentes (ríos) o arroyos temporales. Aparece vegetación vinculada a la humedad, con densidad muy variable, desde zonas abiertas con arbustos y herbáceas dispersas, como tamujos (*Flueggea tinctoria* (L.) G.L.Webbster) o juncos (*Juncus* sp. L.), a zonas boscosas con vegetación mixta, como fresnos (*Fraxinus* sp. Tourn), espinos (*Crataegus* sp. Tourn), cornicabra (*Pistacia terebinthus* L.), acebuche (*Olea europea* L.), zarzas (*Rubus* sp. L.), arisaros (*Arisarum* sp. Mill.), etc. En zonas áridas, las surgencias puntuales de agua favorecen el crecimiento de densos cepellones de gramíneas.

Las condiciones de elevada humedad a las que está vinculado *Typhlocharis* (cercana a la saturación pero sin encharcamiento), se dan tras periodos de lluvias continuas que permiten que el suelo se empape y se asiente. También se dan en las cercanías de surgencias de agua permanentes y taludes de arroyos temporales. Los muestreos se realizaron preferentemente en invierno y principios de primavera, entre los meses de Noviembre y Abril. En este periodo la insolación es menor y la precipitación más abundante, por lo que la humedad del suelo se mantiene con más facilidad. Las capturas en meses estivales (Mayo, Junio, Julio), son más raras y siempre se han dado en zonas con una humedad permanente y relativamente constante a lo largo del año (ANDÚJAR *pers. comm.*) o en los puntos más septentrionales de su distribución (ZABALLOS *pers. comm.*).

Una vez localizada una zona con este tipo de paisajes y las condiciones adecuadas se recogen las muestras, buscando los puntos con la humedad óptima. Los mejores lugares para el muestreo son las piedras encajadas en el sustrato (Fig. 13 G-1); los taludes del terreno (Fig. 13 G-3) y la base de plantas con raíces capaces de mantener la humedad (Fig. 13 G-4). Cuando el terreno está suficientemente húmedo, es posible tomar la muestra en suelo descubierto (Fig. 13 G-2).

Cada localidad muestreada fue georreferenciada en campo y esa información se incorporó a una base de datos creada con Google Earth. La información relativa a cada localidad puede consultarse en la Tabla I (Apéndice I).

Técnicas de captura y extracción de fauna endógea

Los ejemplares se capturaron mediante diferentes técnicas de muestreo directo e indirecto.

Los muestreos directos, realizados siempre que las circunstancias lo permitieron, consisten en la búsqueda activa, *de visu*, de ejemplares bajo piedras profundamente hundidas en el sustrato (Fig. 14 A-B). Para ello se selecciona una piedra que reúna las características adecuadas y se desencaja mediante palancas de uña, se voltea y se examina la superficie inferior con ayuda de un cuentahílos. Es importante que las condiciones de luz sean adecuadas y el uso de una linterna frontal es de gran utilidad. La detección de los ejemplares es un proceso pausado, que puede llevar entre 10 y 30 minutos y que requiere una minuciosa inspección de la superficie expuesta. Una vez localizados, se capturan con un pincel fino (nº 000) de pelo sintético blanco y se introducen inmediatamente en líquido conservante³.

Los métodos indirectos se basan en la recogida de muestras de suelo que serán posteriormente procesadas para extraer la fauna. Con una pala se retiran los centímetros más superficiales y se recoge la muestra en sacos de rafia (Fig. 14 C-D). Cada muestreo implica procesar unos 40 kg de suelo, lo que supone más de 12 toneladas de suelo tratado durante la realización de este trabajo. Es importante buscar la humedad adecuada, aunque por lo general no es necesario profundizar más allá de los 30-50 cm. Por ello es eficaz muestrear en la base de plantas (las raíces mantienen la humedad) y, sobre todo, en los taludes, generalmente asociados a pequeños cauces temporales de agua. Estos taludes, habitualmente de 0,5 a 1,5m de altura, suelen dar muy buenos resultados, ya que se puede acceder fácilmente a capas profundas del suelo con poco esfuerzo.

Los sacos pueden ser transportados directamente al laboratorio o tratados en campo mediante la técnica de lavado de tierra (NORMAND, 1911; CHAPPUIS, 1950), adaptada por J.P. ZABALLOS y C. ANDÚJAR (*pers. comm.*) para optimizar el proceso (Fig. 14 E). El lavado de tierra se basa en la separación mecánica (por flotación) de la fauna y la materia orgánica de la parte inorgánica de la muestra. Para ello, se deposita la tierra en un cubo (preferentemente de gran capacidad, 30 l ó más) lo más suelta posible, y se añade agua. A continuación se desmenuzan los terrones con ayuda de una piqueta, se remueve vigorosamente varias veces y luego se deja reposar. Esto provoca la decantación de la parte mineral y la flotación de la fauna y restos orgánicos, formando una densa espuma en la superficie. Esta capa superficial se recoge con un colador y se deposita en un tul de nailon de hilo único con luz de malla de 0,1 mm. En el caso de muestras con mucha materia vegetal es recomendable recoger también las raíces y otros restos que puedan quedar, aunque éstos no floten. El tul se envuelve formando un hatillo con la muestra y se aclara en agua limpia para eliminar los restos de arcilla, quedando sólo el residuo que se etiqueta y se transporta al laboratorio.

Una vez en el laboratorio, las muestras (tanto suelo como residuos orgánicos del lavado) se tratan con la técnica de Berlese-Tullgren (BERLESE, 1905; TULLGREN, 1918) consistente en depositar la muestra sobre un cedazo con una malla que permita el paso de fauna y un embudo bajo el cual se coloca un recipiente con líquido (Fig. 14 F). Sobre la muestra se aplica luz y calor con una bombilla incandescente, de forma que se seca

³ Alcohol absoluto o líquido de Scheerpeltz. El alcohol absoluto se utiliza si el ejemplar se destina a la extracción de ADN. El líquido de Scheerpeltz (60% alcohol 97°, 38% agua destilada, 1% glicerina, 1% ácido acético puro) es más indicado para estudios morfológicos ya que mantiene la flexibilidad en las articulaciones de los ejemplares.

paulatinamente, forzando a la fauna presente (normalmente lucífuga e higrófila) a huir de esa sequedad, caer en el embudo y quedar atrapada en el recipiente. El proceso completo dura unos 7-15 días, hasta que la muestra se seca por completo. El líquido utilizado puede ser Scheerpeltz o agua y debe revisarse o reemplazarse cada pocos días. Usar agua ha permitido recuperar ejemplares vivos, destinados a estudios de laboratorio o extracción de ADN.

Finalizado el proceso de extracción de fauna, los recipientes se examinan bajo lupa binocular y la fauna se separa a mano con pinceles y agujas finas (Fig. 14 G). Se recogen los *Typhlocharis* y se almacenan hasta su estudio en tubos Eppendorf (de 1 ml con junta tórica) con líquido conservante, convenientemente etiquetados (Fig. 14 H).

2.2. TRATAMIENTO DE LOS EJEMPLARES

Antes de las observaciones, los ejemplares deben ser preparados adecuadamente para su estudio, siguiendo una serie de pautas que faciliten el estudio de todas las estructuras morfológicas que se consideran en este trabajo.

Los ejemplares procedentes de colecciones, conservados en seco sobre cartulinas entomológicas, fueron desmontados de sus cartulinas originales, hidratados y sumergidos en ácido láctico para aclarar la cutícula durante un mínimo de 30 minutos. La genitalia masculina se extrajo siempre que fue necesario (por ej. siempre que la preparación de la genitalia no estaba incluida en el montaje original) tirando suavemente hacia fuera del edeago con una minucia entomológica doblada en gancho. La genitalia femenina se estudió *in situ*, por transparencia, ya que el riesgo de dañar las estructuras membranosas durante su extracción es muy elevado. Después de las observaciones, los ejemplares fueron montados nuevamente en cartulinas entomológicas y devueltos a su colección.

En todas aquellas especies con series amplias, se despiezaron algunos ejemplares separando cabeza, pronoto, prosterno, élitros, abdomen (junto al meso- y metatórax) y genitalia. Los ejemplares despiezados y las genitalias se montaron en cartulinas nuevas con ventana transparente utilizando resina D.M.H.F. (BAMEUL, 1990). En todos los casos, se mantuvieron las etiquetas originales de cada ejemplar en su alfiler entomológico.

En el caso de ejemplares en préstamo, se limitó la manipulación al mínimo imprescindible para permitir las observaciones sin dañar el ejemplar (no se despiezaron).

Los ejemplares de nueva captura, almacenados en tubos Eppendorf con líquido conservante, fueron tratados de igual manera. Una parte de este material se destinó a la secuenciación de ADN (Tabla II, Apéndice I). Los protocolos de extracción aplicados no causan daño al ejemplar y permitieron su estudio posterior. Se les aplicó el mismo tratamiento, pero el despiece se limitó a la extracción de la genitalia masculina. Se asignó un número de voucher a cada uno de los ejemplares secuenciados y se almacenaron en tubos Eppendorf con etanol.

Toma de datos morfológicos

Las observaciones siguieron un protocolo sistematizado, consistente en el examen exhaustivo de caracteres morfológicos. El cuerpo se dividió en regiones de estudio (cabeza, protórax, élitros, patas, abdomen y genitalia) y los datos se registraron manualmente en unas fichas estandarizadas (Fig. 15).



Fig. 14. Técnicas de extracción de fauna endógena. A-B.- Muestreo directo, capturas *de visu*. C-G.- Muestreo indirecto. C.- Recogida de suelo. D.- Sacos de tierra de varias localidades. E.- Lavado de tierra. F.-Aparatos de Berlese. G.- Selección de los ejemplares con lupa binocular. H.- Almacenamiento del material.

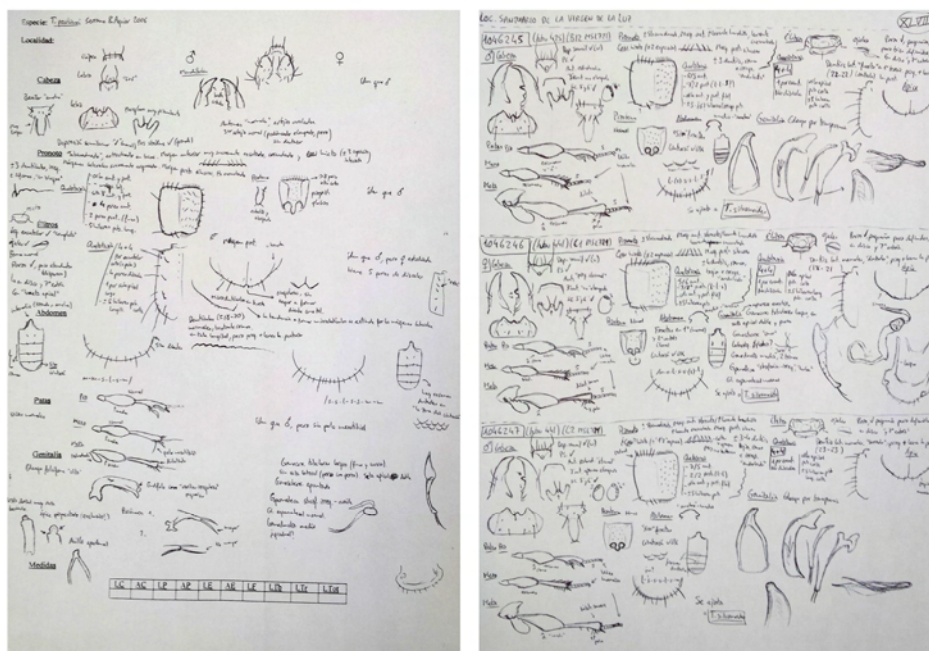


Fig. 15. Ejemplos de las fichas estándar con anotaciones manuscritas de las observaciones a microscopio óptico.

Todos los ejemplares han sido analizados mediante microscopía óptica, en un microscopio ZEISS 474620-9900 (Alemania). La manipulación de los ejemplares, disecciones y toma de medidas se realizaron en un estereomicroscopio Wild Heerbrugg M8 (Suiza).

En algunos casos se complementaron las observaciones con microscopía electrónica de barrido (SEM). Los ejemplares escogidos se limpiaron mediante una serie de sucesivos lavados en agua con jabón, líquido de Scheerpeltz y ácido láctico para eliminar impurezas, antes de su inmersión y deshidratado en una serie de baños de etanol a diferente graduación (70%, 90% y 100%). Tras ello, se secaron en una estufa a 37°C. Se montaron en el extremo de un hilo de cobre pegado con resina hidrosoluble D.M.H.F. (BAMEUL, 1990) a portamuestras para microscopía. Se aplicó una capa de grafito en un Cressington 108 carbon/A carbon coater antes de ser metalizados con oro en un Emitech K550X Sputter Coater (Quorum Technologies, United Kingdom). Las observaciones y fotografías se hicieron con un microscopio JEOL 6400 JSM (Japón) en el Centro Nacional de Microscopía Electrónica (UCM) y un microscopio LEO 1455 VP (Variable Pressure) en el Servicio de Imagen del NHM (Londres), éste último sin necesidad de metalizar los ejemplares. Adicionalmente, C. Andújar puso a nuestra disposición una base de datos de fotografías de microscopía electrónica de ejemplares de su colección.

Toda la información morfológica utilizada en este trabajo se ha obtenido por observación directa del material estudiado, y sólo en casos muy concretos se complementó con datos bibliográficos (por ejemplo, en especies con muy pocos ejemplares, de los que sólo fue posible estudiar ejemplares de uno de los sexos). En ocasiones, se encontraron incongruencias entre los datos obtenidos de las observaciones y las descripciones existentes, en cuyo caso se optó por los datos observados. Estas situaciones se indican en el apartado Descripciones.

Medidas e ilustraciones

Se registraron las siguientes medidas corporales para cada especie: longitud de la cápsula cefálica (LC), medida desde el margen del clípeo hasta la región del vertex; anchura de la cápsula cefálica (AC); longitud del pronoto (LP) anchura del pronoto (AP), longitud de los élitros (LE); anchura de los élitros (AE) y longitud total (LT), expresada como la suma de LC+LP+LE (Fig. 16). En cada descripción, la longitud total se expresa como “LT mínima – LT máxima” para machos y hembras; el resto de mediciones se dan como “medida mínima – medida máxima” para el total de ejemplares medidos.

Las láminas que ilustran las descripciones de cada especie se realizaron con Adobe Photoshop CS6, a partir de fotografías tomadas en microscopio óptico con una cámara digital (Samsung S860), manteniendo el ocular en la misma posición. La escala se obtuvo con un portaobjetos graduado. Las fotografías de cada estructura (cabeza, pronoto, élitros, etc.), se montaron para recomponer un *habitus* virtual, en vista dorsal y ventral. Sobre este, se trazó un dibujo de línea, al que posteriormente se añadieron luces y sombras para ilustrar los relieves del cuerpo del animal.

La genitalia masculina y femenina se ilustró mediante el mismo procedimiento, perfilado en línea sobre fotografías de cada estructura. El edeago se muestra en vista dorsal y lateral izquierdo, con los parámetros por separado. El complejo genital femenino se muestra en vista ventral. Las medidas de la genitalia: longitud del edeago, grosor del conducto espermatecal y longitud de la espermateca, se estimaron a partir de la ilustración, utilizando la herramienta “medición” en Adobe Photoshop CS6.

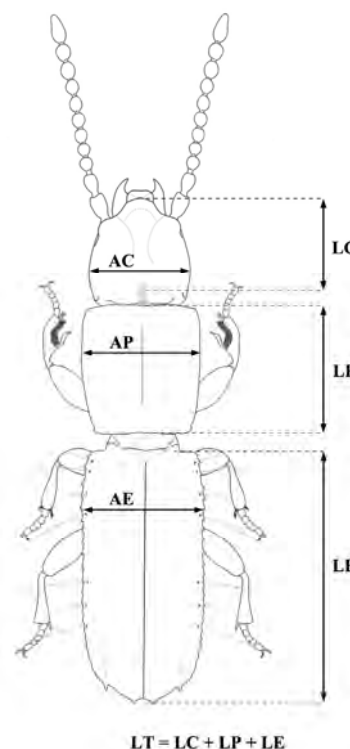


Fig. 16. Medidas tomadas. Abreviaturas: **AC**, anchura de la cápsula cefálica; **LC**, longitud de la cápsula cefálica; **AP**, anchura del pronoto; **LP**, longitud del pronoto; **AE**, anchura de los élitros; **LE**, longitud de los élitros; **LT**, longitud total.

Experimentos con ejemplares vivos

Con los ejemplares vivos obtenidos en los aparatos de Berlese con agua como líquido colector se plantearon algunos experimentos preliminares para evaluar su capacidad de supervivencia y observar su comportamiento en cautividad. El diseño y resultados de los experimentos se exponen el Capítulo 11.

2.3. PROTOCOLOS MOLECULARES

Entre los ejemplares conservados en etanol se seleccionaron 413 individuos de 116 localidades para su secuenciación. Esta muestra incluye ejemplares de 29 de las 61 especies descritas (ver Tabla II, Apéndice I) y 70 poblaciones adicionales, con representación de todos los grupos de especies conocidos y abarcando la mayor parte de la distribución geográfica del género.

La selección de ejemplares se hizo teniendo en cuenta el compromiso entre un número suficiente de ejemplares para asegurar el éxito de la secuenciación y el coste del procesamiento, eligiendo hasta un máximo de 6 ejemplares en las poblaciones más abundantes.

Los protocolos de extracción de ADN se realizaron en las instalaciones del NHM (Londres), comenzando con el aislamiento de los ejemplares elegidos en tubos individuales y asignando a cada uno un número de voucher identificativo. Estos ejemplares serán los hologenóforos (aquellos de los que se ha obtenido directamente la muestra de ADN, *sensu* ASTRIN *et al.*, 2013). Cada ejemplar fue seccionado en dos mitades y depositado en un pocillo de placas de extracción de 12x8. Este procedimiento no es destructivo y permite recuperar el ejemplar para estudios posteriores.

Las placas se secaron en estufa VWR a 40°C durante 8 horas. A continuación, se añadió 0,21 ml de una mezcla tampón (ATL)-proteínasa a cada pocillo y se dejó incubando (con agitación a 120 rpm) a 56°C durante una noche en un incubador MaxQMini 4450. Finalmente se aplicó un breve centrifugado a las placas, para asegurar la recuperación de los ejemplares en el fondo del pocillo.

Las alícuotas obtenidas se prepararon para la amplificación por PCR utilizando el kit comercial Qiagen MagAttract Suspension G (Hilden, Germany). Se seleccionaron 5 fragmentos de ADN para su amplificación y secuenciación:

- 1) fragmento de ≈650 pb del extremo 5' del gen *cox1* (*cox1-a*).
- 2) fragmento de ≈753 pb cercano al extremo 3' del gen *cox1* (*cox1-b*).
- 3) fragmento de ≈779 pb del gen *rrnL*.
- 4) fragmento de ≈630 pb del gen ribosómico nuclear 18S.
- 5) fragmento de ≈1000 pb del gen ribosómico nuclear 28S.

Las PCRs se hicieron con las mezclas para PCR PuReTaq Ready-To-Go (GE Healthcare, UK) o Biotaq Polymerase (Bioline, London, UK), a 39 ciclos y 48-52°C como temperatura de acoplamiento. Los *primers* usados para cada fragmento de ADN se especifican en la Tabla 2.

Tipo de ADN	Gen	Primer	S	Secuencia (5'- 3')	Descrito en:
Mitocondrial codificante de proteínas	<i>Cox1-a</i>	lco1490	F	GGTCAACAAATCATAAAGATATTGG	(FOLMER <i>et al.</i> , 1994)
		hco2198	R	TAAACTTCAGGGTGACCAAAAAATCA	(FOLMER <i>et al.</i> , 1994)
Mitocondrial codificante de proteínas	<i>Cox1-b</i>	Jerry (M202)	F	CAACATTTATTTTGATTTTTTGG	(SIMON <i>et al.</i> , 1994)
		Pat (M70)	R	TCCA(A)TGCACTAATCTGCCATATTA	(SIMON <i>et al.</i> , 1994)
Mitocondrial ribosomal	<i>rrnL</i>	16SaR (M14)	F	CGCCTGTTTAWCAAAAACAT	(SIMON <i>et al.</i> , 1994)
		16s-ND1a (M223)	R	GGTCCCTTACGAATTTGAATATATCCT	(SIMON <i>et al.</i> , 1994)
Nuclear ribosomal	<i>LSU</i>	LS58F (D1)	F	GGGAGGAAAAGAACTAAC	(OBER, 2002)
		LS998R (D3)	R	GCATAGTTCACCATCTTTC	(OBER, 2002)
Nuclear ribosomal	<i>SSU</i>	5'	F	GACAACCTGGTTGATCCTGCCAGT	(SHULL <i>et al.</i> , 2001)
		b5.0	R	TAACCGCAACAACCTTTAAT	(SHULL <i>et al.</i> , 2001)
Nuclear ribosomal	<i>SSU</i>	18Sai	F	CCTGAGAAACGGCTACCACATC	(WRAY <i>et al.</i> , 1993)
		18Sbi	R	GAGTCTCGTTTCGTTATCGGA	(WRAY <i>et al.</i> , 1993)

Tabla 2. *Primers* usados en este estudio. F, forward; R, reverse.

Los hologenóforos y las alícuotas de ADN están depositados en el Departamento de Zoología y Antropología Física, UCM (Madrid), Institut de Biología Evolutiva (IBE, CSIC-UPF, Barcelona) y NHM (Londres).

Tratamiento de las secuencias

Las secuencias fueron alineadas por C. ANDÚJAR utilizando la versión online de MAFFT 6.240 (KATOH *et al.*, 2002; KATOH & TOH, 2008b), con los algoritmos L-INS-i, para los genes codificantes de proteínas, y Q-INS-i, para los fragmentos ribosomales (KATOH & TOH, 2008a). Se comprobó la correcta traducción a aminoácidos para los genes codificantes de proteínas con Geneious 7.1.9. (Biomatters Ltd., NZ) y los 5 fragmentos de ADN fueron unificados en un solo set de datos con 4834 caracteres alineados. Finalmente, se obtuvieron secuencias exitosas para 402 individuos (Tabla II, Apéndice I).

2.4. FILOGENIA

Elaboración de la matriz morfológica

Para construir la matriz utilizada en los análisis de la información morfológica se escogieron 92 caracteres morfológicos del imago: 17 de la cabeza, 9 del protórax, 22 de los élitros, 9 del abdomen, 19 de las patas, 8 de la genitalia masculina y 8 de la genitalia femenina (Fig. 17). Durante el estudio de los ejemplares se tomaron datos e incluso se codificaron otros 12 caracteres que finalmente han sido excluidos de la matriz. No se utilizaron caracteres larvarios. La descripción de cada carácter y sus series de transformación se detalla en el Apéndice II.I.

De los 92 caracteres, 27 se codificaron como binarios y 65 como multiestado. La ausencia de datos se codificó como “?” y los datos no aplicables como “-”. Todos los caracteres se trataron como discretos (los caracteres continuos se ajustaron estableciendo categorías para los diferentes estados de carácter), sin ordenar y en igualdad de peso.

Los caracteres fueron codificados para un conjunto completo de 513 taxones terminales (505 *Typhlocharis* + 8 *outgroups*). Existen 23 ejemplares con datos de secuencias de ADN no disponibles para estudios morfológicos; y 64 ejemplares con número de voucher de los que se dispone de información morfológica pero no genética.

Todos los hologenóforos con voucher (ejemplares de nueva captura destinados a secuenciación) se estudiaron y codificaron individualmente, tratándolos originalmente como taxones terminales de la matriz (443). Excepcionalmente, algunos de ellos han tenido que adaptarse para completar la información morfológica de ciertas poblaciones; como en el caso de los hologenóforos CA38 y CA11 (ambos machos y únicos ejemplares secuenciados de sus respectivas poblaciones), que fueron duplicados (CA38_M, CA38_F, CA11_M y CA11_F) para poder incluir información morfológica de ejemplares hembra, no secuenciados, de esas mismas poblaciones.

Las especies ya descritas, procedentes de material de colecciones, se trataron como un taxón terminal por especie (62), exceptuando *Typhlocharis zaballosi* Serrano & Aguiar, 2014, que fue separada en dos taxones terminales para explorar las posibles implicaciones de caracteres morfológicos (como la forma del clípeo) que presentan diferencias muy significativas entre dos de sus poblaciones.

Las matrices morfológicas se detallan en el Apéndice II.II.

Tratamiento de los datos

Con los datos moleculares y morfológicos obtenidos se diseñaron siete set de datos:

- 1) Dos set de datos con información exclusivamente molecular. **1A)** Un set completo con 404 terminales (402 hologenóforos + 2 *outgroups*). **1B)** Un set reducido a “nivel de especie” con 76 terminales (74 entidades + 2 *outgroups*).
- 2) Tres set de datos con información exclusivamente morfológica: **2A)** Un set completo con 513 taxones terminales (443 hologenóforos, 62 especies descritas y 8 *outgroups*). **2B)** Un set reducido, usando la misma hipótesis que el set molecular reducido (74 entidades). Tres de estas entidades no estaban disponibles para estudios morfológicos y se han eliminado de esta versión de la matriz, que consta de 71 terminales y 8 *outgroups*. Este set es equivalente al set molecular reducido a “nivel de especie” y será con el que se testará la evolución de caracteres. **2C)** Un set reducido extendido, añadiendo los 62 terminales correspondientes a especies descritas a los 69 terminales del set 2B (131 terminales y 8 *outgroups*).
- 3) Dos set de datos de “evidencia total”, combinando información morfológica y molecular. **3A)** Un set reducido, equivalente al set molecular 1B (74 entidades + 2 *outgroups*). **3B)** Un set reducido extendido, con las 74 entidades del set 3A, los 62 terminales de especies descritas y 2 *outgroups*.

En los set de datos reducidos, la información de los hologenóforos se colapsó en entidades aproximadamente equivalentes a “especies”. Para esta delimitación se aplicaron los métodos GMYC (PONS *et al.*, 2006; FUJISAWA & BARRACLOUGH, 2013) y bPTP (ZHANG *et al.*, 2013), además del estudio comparativo de la morfología de los hologenóforos. El análisis GMYC se aplicó a los árboles ultramétricos de consenso obtenidos para el set 1A. Esta técnica usa una aproximación de verosimilitud para analizar el tiempo de los eventos de ramificación de un árbol y detectar cambios significativos entre divergencias con estructura de Yule (interespecíficas) o coalescentes (intraespecíficas), generando un límite óptimo para inferir especies potenciales. Se utilizó el paquete SPLITS (EZARD *et al.*, 2009) en R, aplicando aproximaciones “*single threshold*” y “*multiple threshold*”. bPTP se aplicó a los mismos árboles, utilizando el servidor web bPTP (J. ZHANG; <http://species.h-its.org/ptp/>; accessed 3-03-2016) (análisis realizados por C. ANDÚJAR). Ambas aproximaciones fueron contrastadas y refinadas con los datos de las observaciones morfológicas de los hologenóforos, algo necesario para evaluar posibles imperfecciones en los resultados (TALAVERA *et al.*, 2013).

Al adaptar la matriz morfológica a los set reducidos se tuvieron en cuenta las siguientes consideraciones:

- Los caracteres con cierto nivel de polimorfismo intraespecífico, asociado a variabilidad individual (es decir, no todos los terminales de una misma especie/población tienen el mismo estado de carácter) se colapsaron siguiendo el criterio de codificación modal o “de mayoría” (*majority* o *modal coding sensu* WIENS, 1999), basado en asignar a la “especie” el estado de carácter más común en el conjunto de individuos observado.
- Los caracteres con dimorfismo sexual se colapsaron siguiendo el criterio de codificación “en cualquier instancia” (*any instance coding sensu* WIENS, 1999),

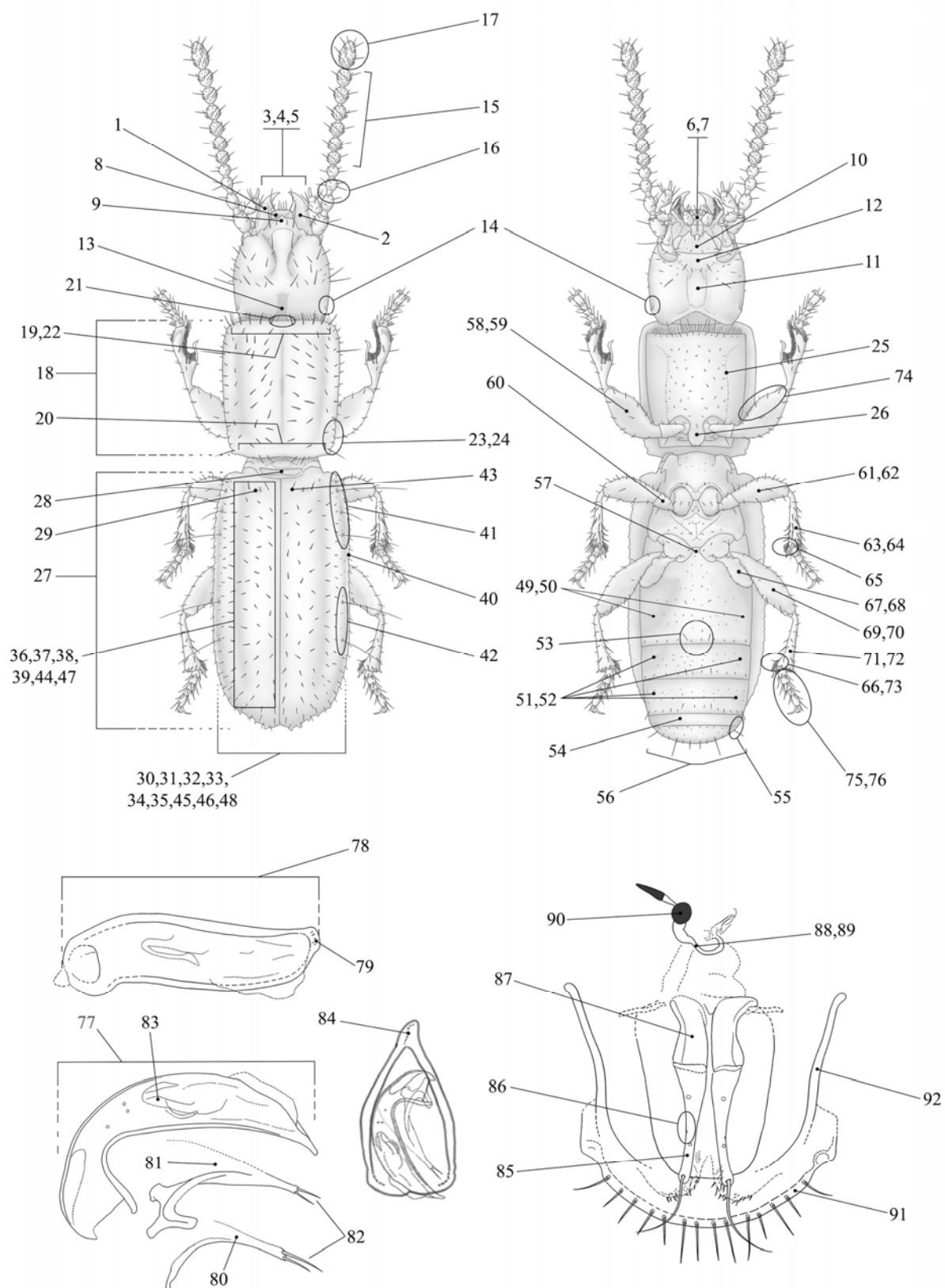


Fig. 17. Caracteres morfológicos codificados en este trabajo. El listado y series de transformación de los estados de carácter se detallan en el Apéndice II.I.

basado en asignar a la “especie” el estado de carácter diferenciado, aunque ocurra en pocos individuos⁴.

Decisiones sobre *outgroups*

Las relaciones de *Typhlocharis* con otros Anillini no están claras. La elección de grupos externos ha estado más condicionada por la disponibilidad de material para estudio que por la proximidad filogenética y se ha limitado a Anillini que han podido observarse directamente.

Para los set de datos morfológicos se han escogido ocho *outgroups*, repartidos en tres especies del género *Pseudanillus* (*P. pastorum* Zaballo & Banda, 2000, *P. elegantulus* (Normand, 1915) y *P. magdalenae* (Abeille de Perrin, 1894)), una especie de *Anillinus* (*A. minor* Zaballo & Mateu, 1997) y cuatro especies de *Geocharis* (*G. liberorum* Zaballo, 2005; *G. iborensis* Zaballo, 1990; *G. cf. fenestrata* Zaballo, 2005 y *Geocharis* sp. *indet.*).

Para los set de datos moleculares y combinados, la elección se limita a dos *outgroups*, *Geocharis cf. fenestrata* (CA91) y *Geocharis* sp. (1041887), los únicos de los que se dispone de secuencias de ADN y han podido estudiarse morfológicamente.

Análisis filogenéticos

Todos los set de datos se analizaron mediante máxima parsimonia (MP), máxima verosimilitud (ML) e inferencia Bayesiana (BI).

Los análisis de parsimonia se hicieron con el programa TNT 1.1 (GOLOBOFF *et al.*, 2008), mediante búsqueda heurística con la herramienta “*New Technology search*”, definiendo un valor *Max.Trees* de 10000 y seleccionando las opciones *sectorial search*, *tree ratchet*, *tree drifting* and *tree fusing* en 1000 repeticiones. Se hicieron 1000 repeticiones de *bootstrap* (FELSENSTEIN, 1985) (*standard sample with replacement*) para cada análisis, considerando bien soportados aquellos nodos con valores por encima de 85%. *Anillinus minor* fue seleccionado como *outgroup* para enraizar los set de datos morfológicos y *Geocharis cf. fenestrata* (CA91) para los set de datos molecular y combinado. Se exploraron también los resultados sin definir un grupo externo, así como empleando búsquedas heurísticas con la herramienta “*Traditional search*” manteniendo el resto de condiciones iguales.

Para los análisis de máxima verosimilitud se utilizó RAxML 8.1.11 (STAMATAKIS, 2006), desde la plataforma CIPRES Science Gateway (MILLER *et al.*, 2010). Los set moleculares se dividieron en particiones por cada gen; los genes *cox1-a* y *cox1-b* se dividieron adicionalmente en dos particiones por codón, con la primera y segunda posición de codón juntas (ANDÚJAR *et al.*, 2012). Se aplicó un modelo independiente GTR+G a cada partición.

El mejor árbol de ML se obtuvo a partir de 100 inferencias sobre el alineamiento original con diferentes árboles de partida escogidos al azar. Los valores de soporte de los nodos se obtuvieron con 1000 repeticiones de *bootstrap* (FELSENSTEIN, 1985). Los set morfológicos no se dividieron en particiones y se les aplicó un modelo de Markov para caracteres morfológicos discretos (Mkv). En los set combinados se utilizaron las mismas particiones que en los set moleculares, añadiendo una partición más para los datos

⁴ Un ejemplo de esta situación se da al codificar la forma de las mandíbulas: en ciertas especies están hipertrofiadas en los machos pero no en las hembras. Si hay algún macho en el subconjunto de individuos, la codificación recogerá esta información y las mandíbulas se considerarán hipertrofiadas para la “especie”.

morfológicos. Se aplicó un modelo independiente GTR+CAT a cada partición. Para el soporte de los nodos se realizaron 1000 replicaciones de *bootstrap* (FELSENSTEIN, 1985).

Para contrastar la posición de los terminales representados sólo por la partición morfológica, el set combinado 3B se reanalizó con los mismos parámetros utilizando la opción “*binary backbone*” de RAxML (STAMATAKIS, 2006). Esta opción permite mantener fija una determinada topología a partir de la que se reconstruye un árbol añadiendo los terminales que faltan. En nuestro caso, se definieron las topologías de los árboles moleculares bayesianos como base.

Los análisis de inferencia Bayesiana se ejecutaron con MrBayes 3.2.6 (RONQUIST & HUELSENBECK, 2003) desde la plataforma CIPRES Science Gateway (MILLER *et al.*, 2010). En los set combinados se definieron las mismas particiones que en los análisis de máxima verosimilitud. Los modelos de sustitución óptimos para las particiones de genes se eligieron utilizando el criterio de Akaike en jModelTest (DARRIBA *et al.*, 2012). Para la partición morfológica se seleccionó un modelo Invgamma. Los análisis consistieron en dos subanálisis independientes, cada uno con cuatro cadenas (tres “calientes” y una “fría”), muestreando árboles cada 1000 generaciones. Para explorar la mejor convergencia en los resultados, los set se analizaron múltiples veces, definiendo 10, 30 y 50 millones de generaciones y variando la temperatura entre 0,2; 0,4 y 0,6. Se comprobó la desviación estándar de las frecuencias de separación (*split frequencies*) para asegurar la convergencia de los resultados, así como la media y el tamaño efectivo de muestreo (*effective sample size*, ESS) de los valores de verosimilitud, calculados con TRACER 1.6 (RAMBAUT *et al.*, 2014). Los árboles de consenso estricto y 50% *majority rule* se calcularon excluyendo el 25% de los árboles iniciales (*burning*) para asegurar que se ha alcanzado cierta estabilidad en los valores de verosimilitud de los árboles obtenidos. Todos los árboles obtenidos se visualizaron con FigTree 1.4.2 (RAMBAUT, 2012), interpretando las probabilidades posteriores de nodo como valores de soporte. Los resultados se presentan en el Capítulo 5 y en el Apéndice II.

Análisis de calibración

Los análisis bayesianos para la calibración fueron realizados en BEAST 1.8 (DRUMMOND *et al.*, 2012) por C. ANDÚJAR. El set molecular original se colapsó a haplotipos y los *outgroups* fueron excluidos, formando un set de 330 secuencias. La calibración se hizo con los parámetros definidos en ANDÚJAR *et al.* (2016) (Tabla 1, Apéndice II.III). La edad de los nodos se obtuvo con TreeStat 1.6.1 (RAMBAUT & DRUMMOND, 2010). Los análisis se hicieron aplicando el mejor modelo de sustitución para cada gen y partición por codón (*cox1-a* y *cox1-b*, primera y segunda posición de codón juntas), definiendo 50 millones de generaciones y muestreando un árbol cada 5000. Sólo se consideraron las particiones de gen en los ajustes de reloj molecular y se hicieron dos análisis independientes usando hipótesis alternativas de reloj molecular: 1) *uncorrelated lognormal* (ULN) para todos los genes o 2) ULN para genes nucleares y reloj estricto (SC) para genes mitocondriales. En ambos casos se hicieron tres análisis independientes usando diferentes *priors* para los árboles: 1) usando un modelo de especiación de Yule, 2) un modelo *Yule Birth-Death* y 3) un modelo *Yule Birth-Death-Incomplete sampling*. Los análisis se repitieron incluyendo o no restricciones a la edad del nodo raíz (según ANDÚJAR *et al.*, 2016; Tabla 2, Apéndice II.III). Estos ajustes se compararon con los factores de Bayes estimados con los algoritmos Stepping-stone y Path-sampling en BEAST (BAELE *et al.*, 2013) y con el estimador SHM en TRACER 1.6. Los consensos fueron estimados en TreeAnnotator (DRUMMOND *et al.*, 2012), excluyendo el 50% de los árboles iniciales (*burning*) para asegurar la estabilidad en los valores de verosimilitud de los árboles obtenidos. Las

probabilidades posteriores de nodo se interpretaron como valores de soporte. Los resultados se presentan en el Capítulo 5 y en el Apéndice II.

Evolución de caracteres: señal filogenética y reconstrucción de estados ancestrales

La señal filogenética de los caracteres morfológicos se evaluó utilizando el set reducido 2B sobre los árboles ultramétricos bayesianos favorecidos obtenidos con los datos moleculares del set 1B, unas topologías generadas con independencia de los caracteres morfológicos. Esto tiene la ventaja de analizar los caracteres sobre una topología obtenida sin usar los datos morfológicos que se quieren testar, pero tiene la desventaja de la pérdida de información, al faltar varios taxones de los que se dispone de información morfológica relevante para los que no existen secuencias. Por lo tanto hay estados de carácter que no quedan reflejados o que aparecen infrarrepresentados. Por ello, se evaluó adicionalmente la señal de los caracteres sobre el árbol bayesiano obtenido con el set 3B. Para testar el nivel de homoplasia y la representación relativa de los caracteres, se calcularon los índices de consistencia (ci) y retención (ri), y el índice de consistencia reescalado (rc) con Mesquite 3.06 (MADDISON & MADDISON, 2007) sobre los mismos set de datos. Los valores por carácter se especifican en la Tabla IV (Apéndice II).

Los estados ancestrales de carácter se reconstruyeron en Mesquite 3.06 (MADDISON & MADDISON, 2007), utilizando métodos de parsimonia. Los resultados se expresan en las láminas del Apéndice II. Los caracteres más relevantes se representan en el Capítulo 5.

2.5. CRITERIOS DE IDENTIFICACIÓN Y DECISIONES TAXONÓMICAS

El material de nueva captura se identificó mediante comparación directa con las especies descritas del género. Esto ha generado cuatro posibles situaciones a la hora de asignar una identificación a dicho material, siguiendo los criterios de la “nomenclatura abierta” (BENGSTON, 1988).

- 1) El ejemplar corresponde claramente a una especie ya conocida, sin dudas. Esto es, el ejemplar se ajusta por completo a la información disponible para dicha especie y muestra todos sus caracteres diagnósticos. En ese caso se asigna una determinación con el nombre de esa especie. Ej. 1046040-*Typhlocharis lunai* Serrano & Aguiar, 2006.
- 2) El ejemplar corresponde *probablemente* a una especie ya conocida, pero no puede verificarse totalmente con los datos disponibles. Esto sucede, por ejemplo, cuando el ejemplar cumple los requisitos diagnósticos de una especie, pero presenta cierto grado de variabilidad respecto a los ejemplares tipo y su identidad no puede resolverse satisfactoriamente; o bien, cuando un ejemplar aparece dañado o incompleto y no se pueden observar ciertos caracteres clave. Se expresa con la abreviatura “*cf.*” (del latín *confer* – compara) delante del epíteto específico de la especie a la que se vincula. Ej. 1041970-*Typhlocharis cf. deferreri* Zaballos & Pérez-González, 2011.
- 3) El ejemplar tiene claras afinidades con una especie conocida, pero corresponde *posiblemente* a una especie diferente, estrechamente emparentada. Esto ocurre, por ejemplo, cuando el ejemplar manifiesta diferencias que van más allá de los límites habituales de variabilidad intrapoblacional y, sin embargo, comparte caracteres diagnósticos clave con alguna especie. Se expresa con la abreviatura “*aff.*” (del latín *affinis* – afín) delante del epíteto específico de la especie a la que se vincula. Estos ejemplares han sido tratados igual que las especies nuevas y se les

ha asignado un número. Ej. 1424404-*Typhlocharis* sp. 42 *aff. crespoides* Serrano & Aguiar, 2008.

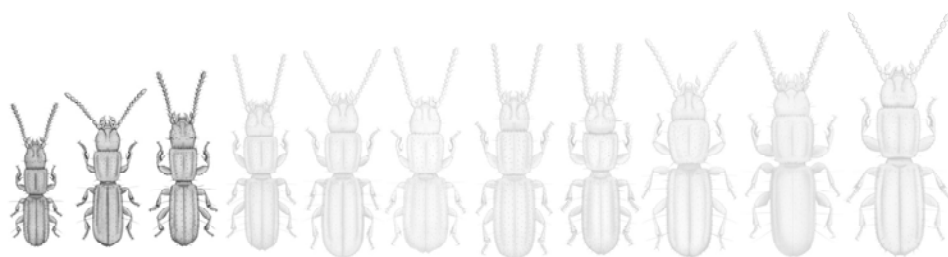
- 4) El ejemplar corresponde claramente a una especie nueva, no descrita. Generalmente esto se reconoce cuando el ejemplar en cuestión manifiesta alguna autapomorfía evidente que permite diferenciarlo sin ambigüedades de cualquier otra especie. En estos casos, el ejemplar se ha etiquetado mediante la abreviatura “sp.” (*species*) y un número identificativo. Ej. 1424387 *Typhlocharis* sp. 20.

El listado definitivo de entidades o “especies” potenciales con el que se ha trabajado se detalla en la Tabla II (Apéndice I).



Resultados

3



Morfología

3.1. ANTECEDENTES

Desde su descubrimiento, las descripciones de la morfología de *Typhlocharis* han evolucionado hacia una mayor complejidad y detalle. Tradicionalmente, las descripciones seguían un patrón clásico que incluía la descripción de la cabeza y algunas de sus estructuras, el pronoto, los élitros y la genitalia masculina (e.g. JEANNEL, 1937, 1963; COIFFAIT, 1969, NOVOA, 1978), pero se obviaban otras partes como la zona ventral o la genitalia femenina. Posteriormente, se han incorporado nuevos caracteres tras descubrirse en especies en las que son especialmente notorios (e.g. ZABALLOS, 1991, describe las fosetas ventrales) y otros, por el contrario, han caído en desuso al considerarse “normales para el género” (como las antenas o las piezas bucales, e.g. SERRANO & AGUIAR, 2001). Esto hace que la información disponible sobre la variabilidad de muchos de estos caracteres en el género sea parcial e incompleta y necesite una actualización.

El objetivo de este capítulo y el siguiente es ofrecer una revisión exhaustiva de la información morfológica del género. Parte de la información sobre algunos caracteres que se describen y tratan en este apartado ha sido ya publicada durante el transcurso de este trabajo (ZABALLOS & PÉREZ-GONZÁLEZ, 2010a, 2010b, 2011a, 2011b; PÉREZ-GONZÁLEZ & ZABALLOS, 2012, 2013a, 2013b, 2013c y PÉREZ-GONZÁLEZ *et al.* 2013). También se presentan estructuras inéditas en el género y se valora la variabilidad de algunos caracteres conocidos, pero que hasta ahora no se habían considerado para establecer relaciones taxonómicas.

La nomenclatura general empleada sigue los criterios de JEANNEL (1941) y MACHADO (1992). Para la genitalia femenina, se sigue la nomenclatura habitual en los trabajos de *Typhlocharis* a partir de ZABALLOS & RUIZ-TAPIADOR (1997).

Algunas de estas estructuras son visibles con microscopía óptica pero no con microscopía electrónica (en las figuras se indica como *M. Ópt.* y *SEM* respectivamente).

3.2. MORFOLOGÍA LARVARIA

La información de los estados preimaginales en *Typhlocharis* es muy limitada. Se desconocen las fases de pupa y huevo y, de las más de 60 especies existentes, solo se conoce la morfología larvaria en dos especies, *Typhlocharis* sp. indet. (larvas obtenidas junto a adultos de *T. carmenae*, *T. atienzai* y *T. farinosae*, pero no asignadas a una especie concreta) y *T. toletana* (ARNDT *et al.*, 1999; GREBENNIKOV, 2002 y ANDÚJAR *et al.*, 2010).

En ambos casos se trata de larvas de último estadio, sin diferencias significativas entre ellas. Teniendo en cuenta que los imagos correspondientes son claramente distinguibles y no parecen especialmente relacionados, es probable que la morfología larvaria sea relativamente conservativa en el género.

Las larvas de *Typhlocharis* son pequeñas (2,2 mm en *T. toletana*), despigmentadas y poco esclerotizadas a excepción de la cápsula cefálica (Fig. 18). La cabeza es relativamente grande, de márgenes más o menos paralelos. No hay sutura epicraneal ni *stemma* (ocelos). Las mandíbulas están muy desarrolladas, con dos dientes terebrales (Fig. 18 G-H). Se caracterizan por tener antenas con tres segmentos (Fig. 18 F), a diferencia de los cuatro segmentos típicos en la mayoría de carábidos, incluido *Geocharidius* (el otro único Anillini del que se conocen fases larvarias). Maxila sin lacinia, estipe ancho. Labio con lígula corta. Patas cortas, con una única uña simple. El abdomen es muy largo, con 10 segmentos visibles y está rematado por dos cercos largos, tubulares y casi paralelos (*urogomphi*).

A lo largo de este trabajo se han encontrado larvas de otras especies de *Typhlocharis* (*T. quarta*, *T. cf. elenae*) que se ajustan a esta descripción.

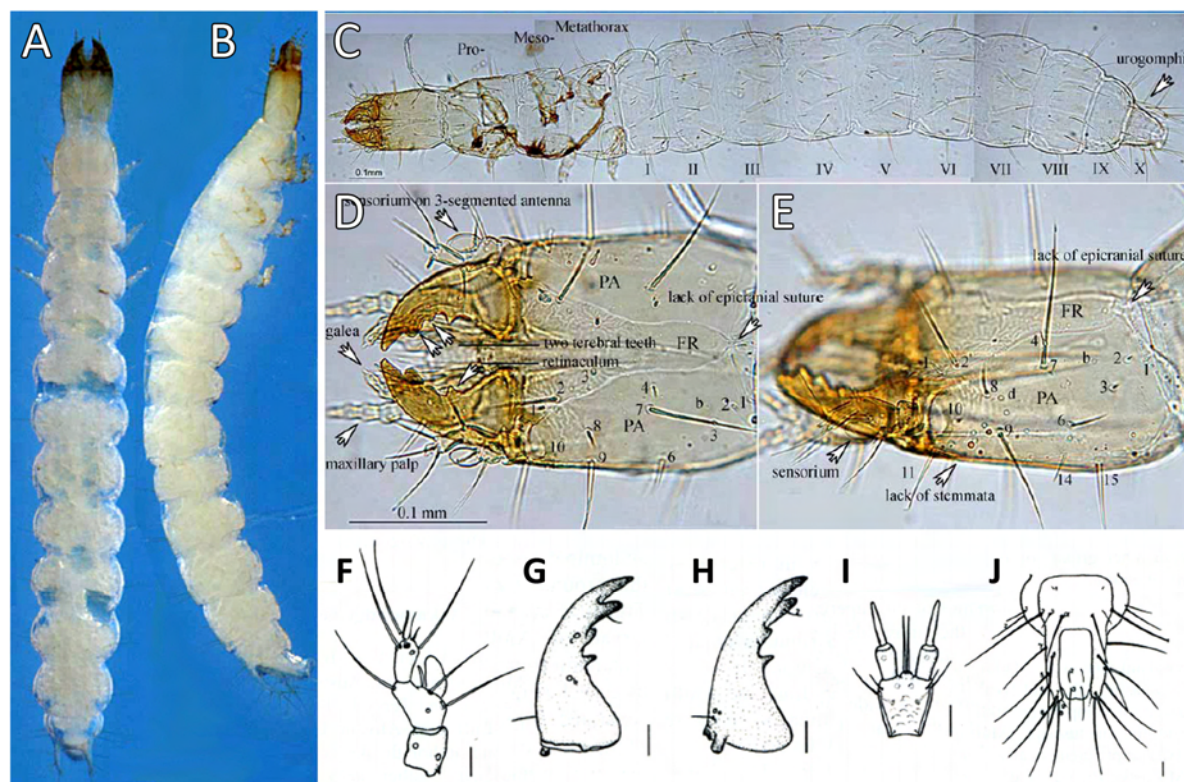


Fig. 18. Larva de último estadio de *Typhlocharis toletana*. A-C.- *Habitus* en vista dorsal (A, C) y lateral (B); D-E.- cabeza en vista dorsal (D) y dorso-lateral izquierda (E). Modificado de ANDÚJAR *et al.*, (2010). F.- Antena derecha, vista dorsal; G.- mandíbula izquierda, vista dorsal; H.- mandíbula derecha, vista ventral; I.- labio, vista dorsal; J.- segmentos abdominales IX y X, vista dorsal. Escala: 0,02 mm. Modificado de ARNDT *et al.* (1999).

3.3. MORFOLOGÍA DEL IMAGO

3.3.1. Cabeza

La cabeza de *Typhlocharis* se ajusta al modelo generalizado de Anillini (Fig. 19 A). Tiene forma ovalada, con un suave estrechamiento en el tercio posterior que corresponde al cuello y al vértex. Carece de ojos y presenta un reborde en el margen lateral que va desde el callo antenal hasta el estrechamiento del cuello. Hay un par de surcos frontales ligeramente curvados y divergentes, visibles por transparencia. La superficie está cubierta por microrreticulación subhexagonal o isodiametral bien marcada, excepto entre los surcos frontales y el cuello.

La quetotaxia cefálica consta de pequeñas setas pubescentes dispersas (salvo cuello y vértex, que son glabros) y varios pares de setas largas, con pocas variaciones en su distribución (ORTUÑO, 1988; ZABALLOS & RUÍZ-TAPIADOR, 1997). La nomenclatura de estas setas sigue la establecida por ZABALLOS (2005) y por lo general consiste en: un par de setas frontales, dos pares de setas supraoculares (anterior y posterior), un par de supraantenas, uno o dos pares de setas verticales y un número variable de setas occipitales, temporales o genales.

La cabeza es aproximadamente tan larga como ancha y ligeramente más estrecha que la anchura del pronoto, pero en los machos de algunas especies (Fig. 19 B-C) la cápsula cefálica está hipertrofiada (ej. *T. elenae*, *T. carpetana*).

Muchas de las estructuras cefálicas consideradas han sido descritas previamente, pero el uso taxonómico que se ha hecho de ellas ha sido muy limitado.

Órgano estridulador (*pars stridens*) (Modificado de ZABALLOS & PÉREZ-GONZÁLEZ, 2011a)

La mayor parte de las especies de *Typhlocharis* presentan una zona más o menos rectangular de microrreticulación fuertemente modificada, en la zona medial del vértex, formada por un número variable de pequeñas crestas transversales paralelas entre sí (Fig. 20). Esta estructura se ha interpretado como un órgano estridulador (ZABALLOS & WRASE, 1998). Según DUMORTIER (1963)

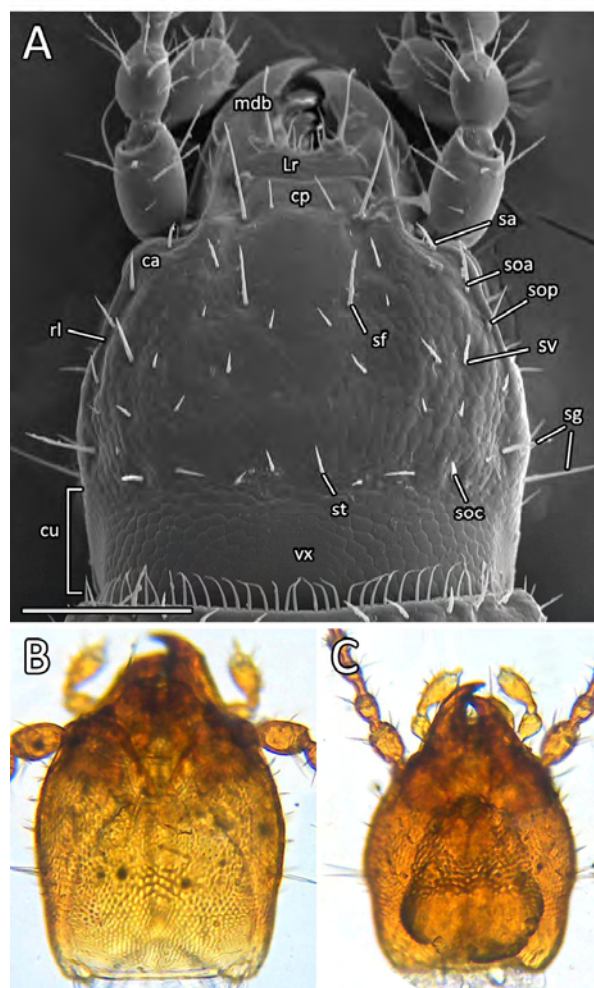


Fig. 19. A.- Cápsula cefálica de *Typhlocharis*, vista dorsal (*T. aff. toletana*, SEM). Escala: 0,1 mm. B-C.- Dimorfismo sexual en las proporciones de la cápsula cefálica (*T. elenae*, M. Ópt.). B- Macho, con cápsula cefálica hipertrofiada. C.- Hembra, con proporciones normales. Abreviaturas: **ca**, callo antenal; **cp**, clípeo; **cu**, cuello; **lr**, labro; **mdb**, mandíbulas; **rl**, reborde lateral; **sa**, seta supraantenal; **sf**, seta frontal; **sg**, seta genal; **soa**, seta supraocular anterior; **soc**, seta occipital; **sop**, seta supraocular posterior; **st**, seta temporal; **sv**, seta vertical; **vx**, vértex. Imagen A cortesía de C. Andújar.

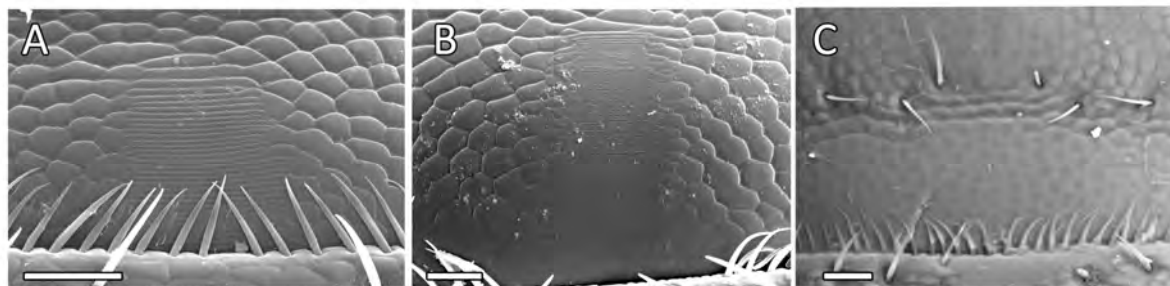


Fig. 20. Patrón de microrreticulación en el vértex de *Typhlocharis*, mostrando las diferencias entre especies con y sin órgano estridulador (SEM). A.- Órgano estridulador bien definido (*T. prima*). B.- Órgano estridulador tenue (*T. sp. aff. toletana*). C.- Sin órgano estridulador (*T. amara* sp.n.). Imagen B cortesía de C. Andújar. Escala: 0,02 mm.

los sistemas de estridulación localizados en la parte posterior de la cabeza (cranioprotorácicos *sensu* FORSYTHE, 1979) son propios de coleópteros. No se han descrito en ningún otro Anillini y la inexistencia de este carácter⁵ en varios géneros de diferentes linajes sugiere que es un rasgo propio de *Typhlocharis*.

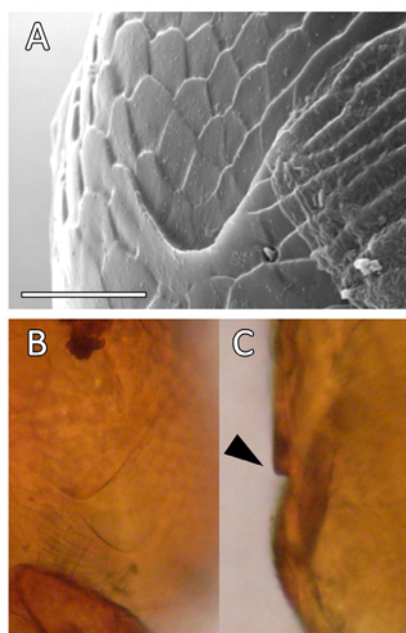


Fig. 21. A.- Depresión semilunar (*T. prima*). B-C.- Depresión semilunar con saliente asociado (*T. santschii*), B.-vista lateral, C.- vista dorsal. Escala: 0,01 mm.

El órgano estridulador (o *pars stridens*) puede estar muy marcado (ej. *T. prima*, *T. carinata*, *T. silvanoides*), con crestas conspicuas claramente visibles (Fig. 20 A), o ser muy tenue (ej. *T. toletana*, *T. diecki*), con crestas muy finas y difíciles de apreciar (a microscopía óptica se ve como una zona rectangular casi lisa) (Fig. 20 B). Algunas especies carecen por completo de esta estructura (ej. *T. amara* sp. n., *T. belenae*, *T. carpetana*) y en ese caso, la microrreticulación del vértex no se diferencia de la del resto de la cabeza (Fig. 20 C).

Depresión semilunar

En ambos lados de la zona posterior de la cápsula cefálica hay una **depresión semilunar**, que en la mayoría de las especies consiste en una pequeña muesca semicircular (Fig. 21 A). Esta estructura se describió por primera vez en el trabajo de PÉREZ-GONZÁLEZ & ZABALLOS (2012) y está presente en todo el género, aunque en algunas especies es leve y poco visible (ej. *T. carpetana*, *T. intermedia*). En *T. santschii* y *T. rochapitei* está asociada a un pequeño saliente cuticular (Fig. 21 B-C).

⁵ Durante este estudio se ha comprobado la ausencia de órgano estridulador en *Pseudanillus maroccanus* (Coiffait, 1969); *P. magdalenae* (Abeille, 1984); *Geocharis fenestrata* Zaballos, 2005; *Orthotyphlus franzi* (Zaballos & Mateu, 1998); *Hypotyphlus navaricus* Coiffait, 1958; *H. pandellei* Saulcy, 1867; *Microtyphlus zariqueyi* Bolívar, 1916; *M. canovasae* Toribio & Beltrán, 1993; *Rhegmathobius quadricollis* Ehlers, 1883; *Winklerites lagrecai* Casale, Giachino & Etonti, 1990; *Scotodipnus hirtus* Dieck, 1869; *Speleotyphlus auroxii* Español, 1966; *Caecoparvus arcadicus* Müller, 1933; *Anillus florentinus* Dieck, 1869 y *Anillinus minor* Zaballos & Mateu, 1997.

Labro

El **labro** es una pieza situada en la parte anterior dorsal de la cabeza, por encima de las mandíbulas y articulada con el clípeo (Fig. 22 A). Presenta una zona central triangular más esclerotizada con un pequeño botón cuticular circular que se observa por transparencia (Fig. 22 B). Generalmente, tiene forma subrectangular con márgenes suavemente redondeados (Fig. 22 D-1); aunque el margen anterior puede curvarse suavemente hacia dentro (Fig. 22 D-3) o estar fuertemente escotado (en las formas más exageradas es casi acorazonado, ej. *T. belenae*, Fig. 22 C, D-4). En algunas especies el labro se proyecta en curva hacia delante y toma aspecto redondeado (ej. *T. gomesalvesi*, Fig. 22 D-2). El margen anterior presenta cinco o seis pares de setas: uno o dos pares laterales de setas muy pequeñas, un par lateral de setas largas y curvadas, y dos pares de setas mediales de tamaño medio, con un par de setas muy pequeñas entre ellas (Fig. 22 A). Escasamente utilizado como herramienta taxonómica.

Clípeo

El **clípeo** es el extremo anterior dorsal de la cápsula cefálica (Fig. 22 A). Consta de un par lateral de setas largas y un par más interno de setas cortas, raramente dos (ej. *T. belenae*). Es una estructura con interés taxonómico (ZABALLOS & FARINÓS, 1995; ZABALLOS & RUÍZ-TAPIADOR, 1997; SERRANO & AGUIAR, 2014) y tiene gran diversidad de formas (Fig. 22 E): margen anterior recto (predominante en el género, ej. *T. josabelae*, *T. silvanoides*), suavemente curvado (ej. *T. baeturica*), muy curvado (ej. *T. belenae*), escotado (ej. *T. portilloi*), con un diente medio (ej. *T. gomezi*), con una proyección triangular roma (que puede extenderse o no hasta los márgenes laterales, ej. *T. carmenae*) o trilobulado (con un pequeño diente medio y dos expansiones laterales, único de la población de *T. zaballosi* de Peso da Régua, SERRANO & AGUIAR, 2014). A veces, las proyecciones se aprecian como parte de un reborde anterior distinto al resto del clípeo. En algunas especies con clípeos curvados o triangulares hay dimorfismo sexual en este carácter, que es más acusado en los machos.

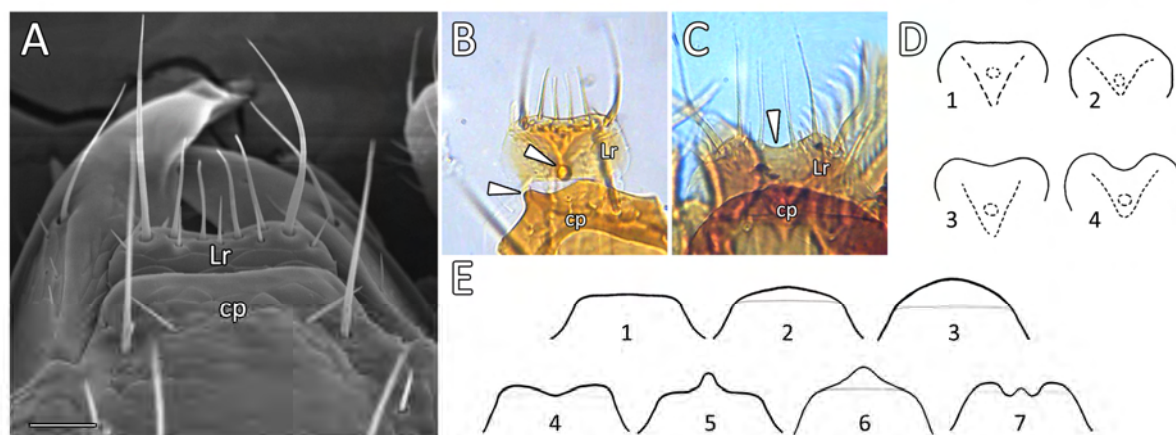


Fig. 22. Labro y clípeo en *Typhlocharis*. A- Labro suavemente escotado, clípeo recto (*T. josabelae*, SEM). B.- Labro subrectangular, clípeo dentado (*T. gomezi*, M. Ópt.). Las flechas señalan el pequeño botón cuticular del labro y el diente medio del clípeo. C.- Labro muy escotado, clípeo curvado (*T. belenae*). La flecha señala la escotadura del labio. D. Tipos de labro en el género: 1.-subrectangular, 2.-redondeado, 3.-suavemente escotado, 4.-fuertemente escotado o acorazonado. E.- Tipos de clípeo en el género: 1.- margen recto, 2.-suavemente curvado, 3.- fuertemente curvado, 4.-escotado, 5.-dentado, 6.-con proyección triangular, 7.- trilobulado. Abreviaturas: **Lr**, labro; **cp**, clípeo. Imagen A cortesía de C. Andújar.

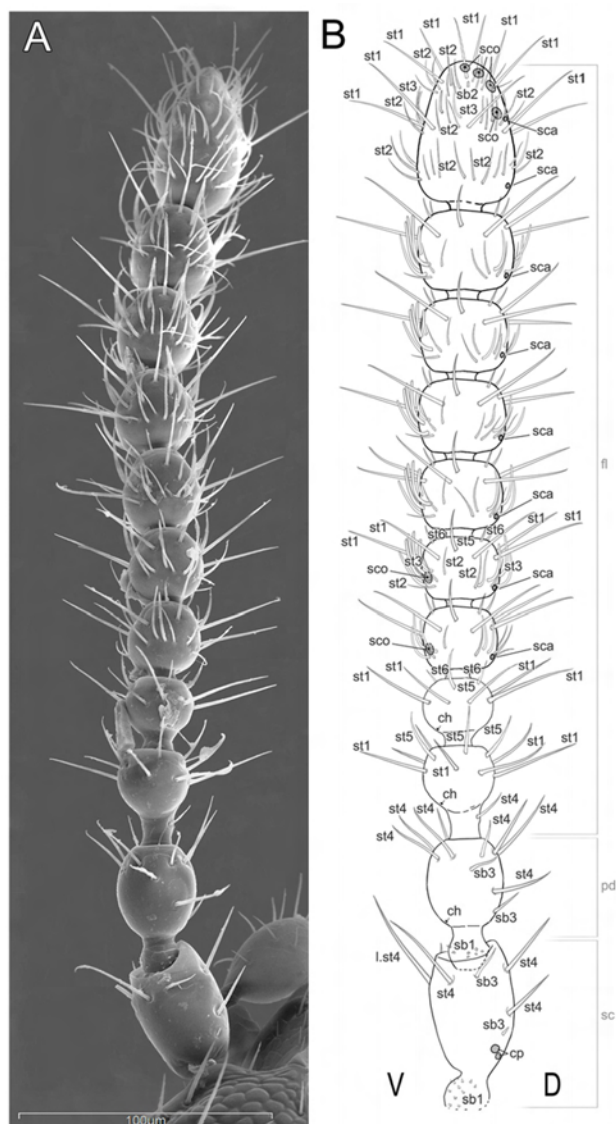


Fig. 23. Morfología básica y quetotaxia general de las antenas de *Typhlocharis* (antena izquierda de *T. prima*): A.-Fotografía SEM (vista dorsal). B.-Diagrama de la antena (vista lateral). Los antenómeros 5° a 10° tienen el mismo patrón de sensilas (etiquetadas en el antenómero 6°). Abreviaturas: **D**, dorsal; **V**, ventral; **sc**, escapo; **pd**, pedicelo; **fl**, flagelo; **st1**, **st2**, **st3**, **st4**, **st5** y **st6**, *sensilla trichoidea* tipos 1 a 6; **sb1**, *sensilla basiconica* tipo 1 (sensila de Böhm); **sb2** y **sb3**, *sensilla basiconica* tipo 2 y 3; **sco**, *sensilla coeloconica*; **sca**, *sensilla campaniformia*; **ch**, canales cuticulares; **cp**, poros. Modificado de PÉREZ-GONZÁLEZ & ZABALLOS (2013b).

Antenas (modificado de PEREZ-GONZÁLEZ & ZABALLOS, 2013b)

A excepción de NORMAND, 1915, las antenas de *Typhlocharis* no han recibido atención hasta ahora y siempre se habían descrito como “moniliformes, sin particularidades dentro del género”. La morfología de las antenas se ha estudiado en otros carábidos (e.g. DALY & RYAN, 1979, KIM & YAMAKASI, 1996; MERIVÉE *et al.*, 2001; GIGLIO *et al.*, 2008), incluyendo algunos Trechinae (JUBERTHIE & MASSOUD, 1977, 1980; MERIVÉE *et al.*, 2000, 2002) y Anillini (ORTUÑO & SENDRA, 2007, 2010), indicando que las antenas son estructuras con potencial como herramienta taxonómica.

Typhlocharis tiene antenas moniliformes con 11 antenómeros, diferenciadas en tres regiones: **escapo** (1º), **pedicelo** (2º) y **flagelo** (3º-11º) (Fig. 23). Cada antenómero tiene a su vez dos regiones: **pedúnculo**, una base cilíndrica, y **cuerpo**, portando las sensilas. Escapo y pedicelo son caliciformes y su base tiene una articulación condilar esférica (Fig. 23). No hay diferencias morfológicas importantes para estos antenómeros entre las diferentes especies, aparte de las proporciones generales que afectan a toda la antena. El escapo es siempre mayor y más largo que el pedicelo, con un pedúnculo más corto y un extremo distal ancho que permite un amplio movimiento de la articulación del pedicelo. El tegumento del escapo es generalmente liso, pero en algunas especies tiene una microescultura fuertemente marcada (ej. *T. rochapitei* Serrano and Aguiar, 2008; *T. fozcoensis* Serrano, Aguiar & Proença, 2005; *T. navarica* Zaballos & Wrase, 1998).

El antenómero 3º es subsférico, con un pedúnculo más largo que el resto de los antenómeros (Figs. 23, 24). La longitud del pedúnculo varía de forma significativa entre especies, distinguiéndose formas con pedúnculo corto (0,5-0,7 veces la longitud del cuerpo del antenómero) (Fig. 24 A-B) o largo (0,7-1,03 veces la longitud del cuerpo del antenómero) (Fig. 24 C). En especies como *T. santschii* o *T. navarica*, el alargamiento del pedúnculo es especialmente notable.

El antenómero 4º es morfológicamente idéntico al antenómero 3º pero el pedúnculo es siempre corto (0,4 veces la longitud del cuerpo del antenómero).

Los antenómeros 5º-10º son similares entre sí, levemente comprimidos lateralmente y algo mayores hacia la zona distal de la antena (Figs. 23, 25). Su forma varía entre especies y pueden distinguirse dos morfologías básicas bien diferenciadas (Fig. 25):

- **Morfo 1:** antenómeros redondeados, incluyendo formas ovoides, subesféricas o subcuadradas (Fig. 25, 1-A-C, 2-A). Las antenas de este tipo son largas y esbeltas.
- **Morfo 2:** antenómeros reniformes (Fig. 25, 1-D, 2-B). Las antenas de este tipo son proporcionalmente más cortas y robustas.

El último antenómero es piriforme u ovoide (Figs. 23, 26), comprimido lateralmente, y no muestra diferencias importantes entre especies aparte de su anchura (proporcional al resto de la antena). No se ha observado dimorfismo sexual en las antenas.

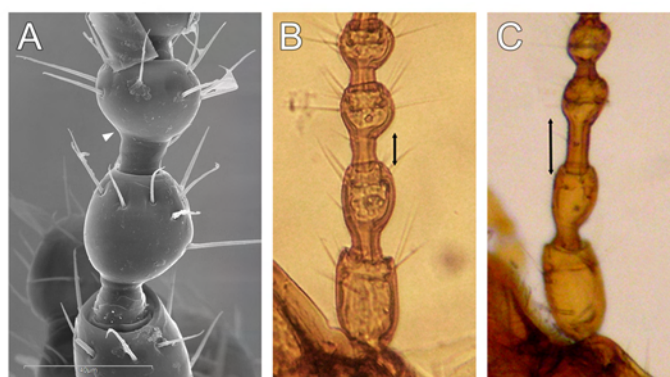


Fig. 24. Antenómero 3º. A.- Vista lateral en *Typhlocharis prima* (SEM). La flecha blanca indica un canal o poro cuticular. B-C.- Rango de variación del pedúnculo (M. Ópt.): B.- Corto (*T. armata*). C.- Largo (*T. santschii*). Modificado de PÉREZ-GONZÁLEZ & ZABALLOS (2013b).

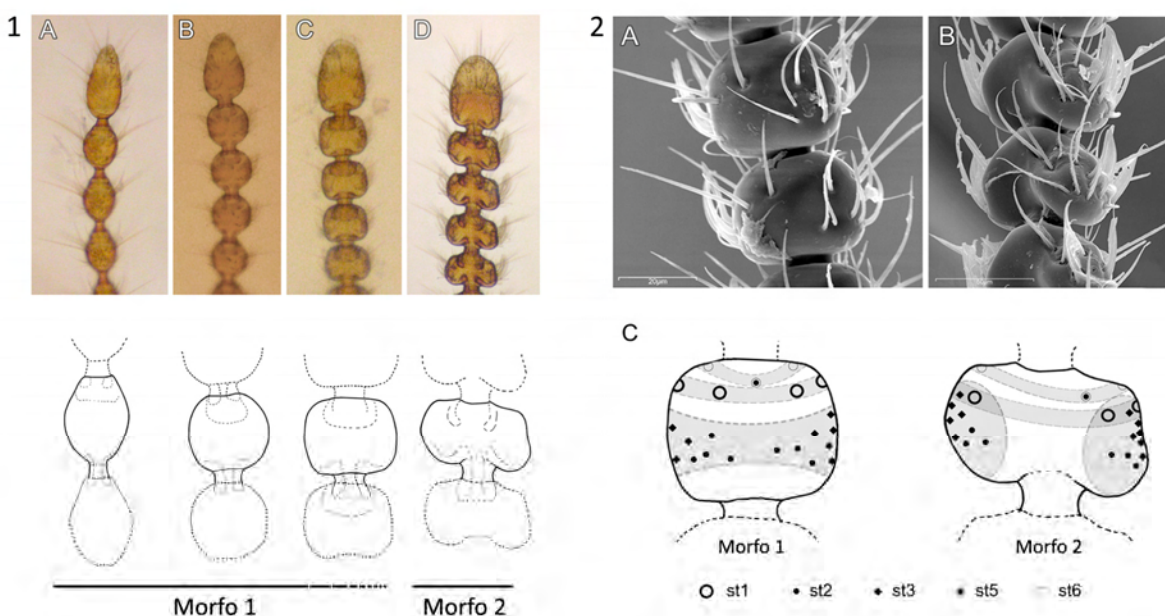


Fig. 25. 1.- Diferencias morfológicas en los antenómeros 5º-10º de *Typhlocharis*. A-D.- Flagelo (antena derecha, vista lateral, M. Ópt.) y diagramas del antenómero 9º: **Morfo 1**, antenómeros redondeados. A.- ovoides (*Typhlocharis algarvensis*); B.- subesféricas (*T. sarria*); C.- subcuadrados (*T. crespoides*). **Morfo 2**, antenómeros reniformes (*T. farinosae*). Nótese que el **morfo 1** cubre una transición progresiva hacia la condición exagerada del **morfo 2**. 2.- Quetotaxia del antenómero A.- **Morfo 1**, vista dorsolateral de los antenómeros 6º y 7º de *T. prima*. B.- **Morfo 2**, ídem, en *T. farinosae*. C.- Diagramas de la distribución de sensilas en ambos morfos. Nótese la distorsión de las zonas en gris causadas por el desplazamiento de las sensilas hacia los lados dorsal y ventral en el **morfo 2**. Abreviaturas: **st1**, **st2**, **st3**, **st5** y **st6**, *sensilla trichoidea* tipos 1 a 6. Modificado de PÉREZ-GONZÁLEZ & ZABALLOS (2013b).

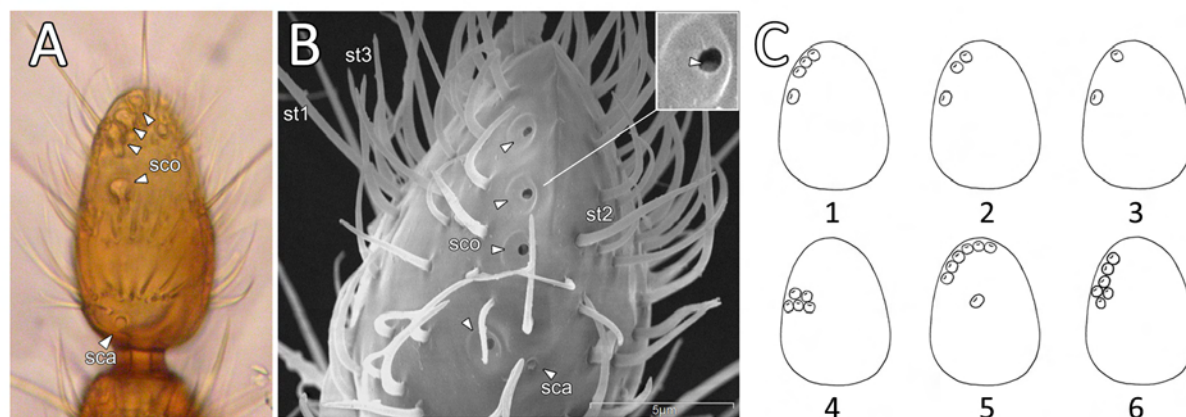


Fig. 26. Antenómero 11° de *Typhlocharis*. A.- Vista dorsomedial (antena izquierda, *T. quarta*, M.Ópt.). B.- Vista dorsoapical (antena derecha, *T. prima*, SEM) con detalle del orificio de una **sco**. Las flechas blancas señalan la posición de **sca** y **sco**. C.- Variación de los patrones de distribución de las **sco**: 1) hilera de tres **sco** anteriores y una posterior (ej. *T. armata*); 2) hilera de dos **sco** anteriores y una posterior (ej. *T. outereloi*); 3) hilera de una **sco** anterior y una posterior (ej. *T. carpetana*); 4) cinco **sco**, en racimo (*T. fancelloi*); 5) hilera de seis **sco** más una **sco** aislada (*T. carinata*); 6) seis **sco** agrupadas en forma de “t” invertida (*T. algarvensis*). Abreviaturas: **st1**, **st2**, **st3** sensilla trichoidea tipos 1, 2 y 3; **sca**, sensilla campaniformia; **sco**, sensilla coeloconica. Modificado de PÉREZ-GONZÁLEZ & ZABALLOS (2013b).

Quetotaxia de las antenas

Las antenas de *Typhlocharis* presentan seis tipos de *sensilla trichodea sensu lato* (**st1-6**): sensilas filiformes, de longitud media a larga, rectas o curvadas, con ápice fino o romo; tres tipos de *sensilla basiconica* (**sb1-3**): sensilas cónicas y cortas; *sensilla coeloconica* (**sco**): pequeñas sensilas alojadas en una foseta (con apariencia de poro en SEM) y *sensilla campaniformia* (**sca**): pequeñas sensilas con aspecto de “remache” (Figs. 23, 25).

La distribución de las sensilas en la antena sigue el mismo patrón en todo el género (Figs. 23, 25), exceptuando las **sco**. Estas sensilas, posiblemente termo-, higro- o quimiorreceptoras (ZACHARUK, 1985; PLOOMI *et al.*, 2003), aparecen en los antenómeros 5º y 6º y 11º; el último con diferentes patrones entre especies (Fig. 26 C). En casi todas, las **sco** del antenómero 11º se distribuyen en dos grupos: uno anterior, con entre una y seis **sco** y uno posterior, con una **sco** aislada. El patrón más común consiste en un grupo anterior de tres **sco** en hilera y una **sco** posterior (Fig. 26 C 1). Algunas especies tienen patrones excepcionales, como *T. fancelloi* (cinco **sco** en racimo) o *T. algarvensis* (seis **sco**, en forma de “t” invertida).

La forma de los antenómeros también influye en la disposición de las sensilas, que se desplazan y agrupan hacia las zonas dorsal y ventral en los antenómeros reniformes (Fig. 25 2 C). Las **st3** se hacen especialmente densas y en la zona ventral de este tipo de antenómeros y su potencial función olfativa o receptora de feromonas (MERIVEE *et al.*, 2000, 2001, 2002; PLOOMI *et al.*, 2003) sugiere un alto grado de especialización.

Mandíbulas

Salvo algunas excepciones (e.g. ZABALLOS, 1983; ZABALLOS & RUÍZ-TAPIADOR, 1997) las menciones a las mandíbulas en las descripciones de *Typhlocharis* han sido muy escuetas y nunca se ha analizado este carácter de forma comparada entre las diferentes especies.

La mayor parte de las especies tienen **mandíbulas** ligeramente curvadas, afiladas hacia el extremo distal (terebra) (Fig. 27). El margen externo presenta un surco lateral en el que se alojan varias setas, una anterior larga y una o dos posteriores muy cortas. En la zona medio-distal de la mandíbula pueden aparecer unos engrosamientos o bultos cuticulares (citados como “diente romo del ángulo externo” por ZABALLOS & RUÍZ-TAPIADOR, 1997), localizados lateralmente en el ángulo externo de la mandíbula (ej. *T. elenae*) o en la zona dorsal (ej. *T. portilloi*), y no es raro que se den ambos a la vez (ej. *T. farinosae*). El margen interno tiene siempre un reborde afilado: en la mandíbula izquierda suele ser liso y sin dientes (ej. *T. silvanoides*), pero en algunas especies se proyecta distalmente en forma de solapa (ej. *T. carpetana*) o presenta un diente terebral (ej. *T. cresspoi*) (Fig. 27 A). En la mandíbula derecha predomina la presencia de un solo diente terebral con distinto grado de desarrollo (Fig. 27 B), pero hay especies sin diente (ej. *T. wrasei*) o con dos dientes terebrales (ej. *T. bazi*). En algunas especies (ej. *T. bullaquensis*) el diente terebral va acompañado de la mencionada solapa.

En algunas especies las mandíbulas están hipertrofiadas (ZABALLOS & RUÍZ-TAPIADOR, 1997 citaron hiperplasia mandibular en *T. bullaquensis*) y según su forma se pueden agrupar en tres modelos generales:

- Mandíbulas no hipertrofiadas, con el margen externo curvado (Fig. 27 C 1) y de desarrollo moderado. Es el modelo más común y extendido en el género (ej. *T. silvanoides*).
- Mandíbulas hipertrofiadas, con el margen externo curvado (Fig. 27 C 2). Muy desarrolladas (ej. *T. carinata*), se caracterizan por un margen externo aplanado y ensanchado en la base y una terebra curva y muy aguda en su extremo.
- Mandíbulas hipertrofiadas, con el margen externo anguloso (Fig. 27 C 3). Robustas, muy desarrolladas, “en tenaza” (ej. *T. portilloi*), suelen tener unas proyecciones del borde interno en forma de solapa y la terebra es gruesa y relativamente roma.

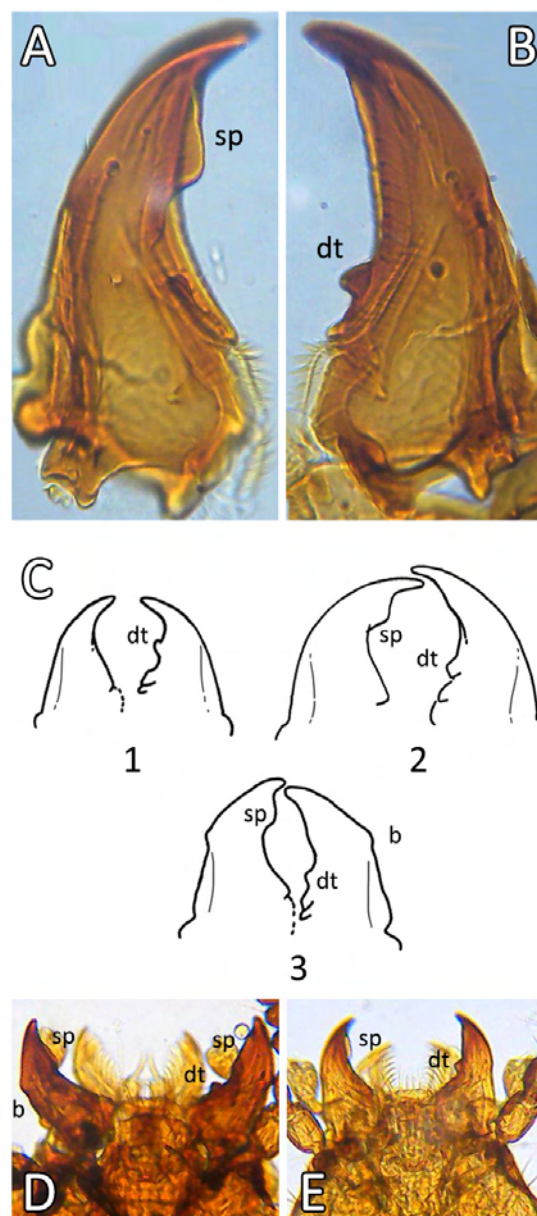


Fig. 27. Mandíbulas de *Typhlocharis*. A.- Mandíbula izquierda (*T. carpetana*). B.- Mandíbula derecha (*T. carpetana*). C.- Forma de las mandíbulas: 1.- mandíbulas no hipertrofiadas, curvadas, 2.- mandíbulas hipertrofiadas, curvadas, 3.- mandíbulas hipertrofiadas, angulosas. D-E.- Dimorfismo sexual en las mandíbulas (*T. bullaquensis*, M. Ópt.), D.- macho, E.- hembra. Abreviaturas: **sp**, solapa; **dt**, diente terebral; **b**, bulto cuticular.

Este último modelo morfológico suele expresar dimorfismo sexual y, al igual que la cápsula cefálica, la hipertrofia del carácter es más fuerte en los machos que en las hembras (Fig. 27 D-E).

Labio

El **labio** se sitúa en la parte ventral y articula con el basilar (Fig. 28 A). Consta de dos salientes laterales (epilobios) y un diente medio. Los epilobios pueden ser más o menos afilados y angulosos (casi truncados en *T. besucheti*) y tienen una sutura lateral que puede ser completa (prolongada hasta la zona posterior) o parcial (no visible en la zona posterior) (Fig. 28 C-D).

El diente medio puede ser más o menos romo (mayoría del género, ej. *T. prima*, *T. silvanoides*, Fig. 28 A), agudo y muy desarrollado (ej. *T. rochapitei*, Fig. 28 C), bajo (ej. *T. tetramera*, Fig. 28 D) e incluso ausente (ej. algunas poblaciones de *T. diecki*). En algunas especies con diente desarrollado, éste presenta una quilla ventral y sobresale del relieve del labio. En *T. diecki* el diente presenta variabilidad intraespecífica, con poblaciones en las que tiene un desarrollo normal y otras en las que llega a desaparecer. Esta variabilidad es excepcional entre los Anillini, siendo el único género en el que se ha observado.

Algunas especies tienen una configuración del labio muy típica, con epilobios grandes y bien desarrollados separados entre sí por un amplio espacio en U donde se aloja el diente medio, generalmente bajo (Fig. 28 D).

La quetotaxia del labio se compone de dos setas medianas en la base del diente medio, dos setas largas en la base de los epilobios, a veces una pequeña seta en la zona media de cada epilobio y dos o cuatro setas cortas cerca del margen posterior, con alta variabilidad entre individuos.

Asociados al labio y al basilar están los palpos labiales y los palpos maxilares (Fig. 28 A) que tienen el aspecto característico en Anillini, con el penúltimo artejo (palpómero) dilatado y el último palpómero muy estrecho (subulado). No presentan diferencias significativas entre especies y se ajustan al patrón ya ilustrado por JEANNEL (1937).

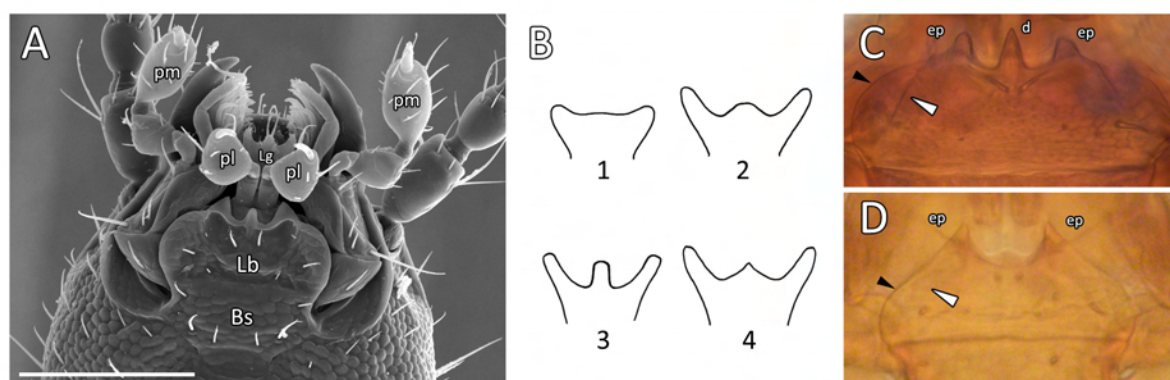


Fig. 28. Labio y lígula en *Typhlocharis*. A.- Vista ventral de las piezas bucales, labio y paraglosa típicas del género (*T. prima*, SEM). B.- Diagrama de los tipos de lígula: 1.- lóbulo medio muy bajo, paraglosas cortas, 2.- lóbulo medio curvo, moderadamente proyectado, 3.- lóbulo medio muy proyectado, 4.- lóbulo medio triangular. C-D.- Variabilidad en el labio: C.- *T. rochapitei* (M.Ópt.), ejemplo de labio con suturas laterales completas (flecha blanca, sutura; flecha negra, borde del labio) y diente medio extremadamente desarrollado. D.- *T. tetramera* (M.Ópt.), ejemplo de labio con suturas laterales parciales, no visibles (flecha blanca, lugar que ocuparía la sutura; flecha negra, borde del labio), nótese el desarrollo de los epilobios y el espacio en forma de “U” entre ellos, con un diente medio bajo. Abreviaturas: **Bs**, basilar; **d**, diente medio; **ep**, epilobios, **Lb**, labro; **lg**, lígula; **pl**, palpo labial; **pm**, palpo maxilar.

Lígula

La **lígula** es una pieza membranosa, poco esclerotizada, localizada por delante del labio (Fig. 28 A). Esta estructura se había descrito e ilustrado en varias ocasiones (e.g. JEANNEL, 1937; COIFFAIT, 1969; VIGNA-TAGLIANTI, 1972; NOVOA, 1978), pero no ha sido valorada como carácter taxonómico para el género. En *Typhlocharis* está formada por dos lóbulos laterales (paraglosas) que pueden ser cortos, medianos o largos, y un lóbulo medio bien diferenciado que puede ser:

- Muy corto o inexistente (Fig. 28 B 1). Típico de especies con paraglosas muy cortas. Ej. *T. outerelei*.
- Curvo y moderadamente alargado (Fig. 28 B 2). Predominante en el género, acompañado de paraglosas medianas o largas. Ej. *T. armata*.
- Muy largo (Fig. 28 B 3). Ej. *T. carinata*.
- Triangular (Fig. 28 B 4). A veces con un pequeño mamelón central. Acompañado de paraglosas medianas o largas. Ej. *T. elenae*.

Las paraglosas presentan un grupo de setas pequeñas y muy finas en su extremo. El lóbulo medio tiene un par de setas largas y alguna seta corta dispersa.

Basilar

El **basilar** es la pieza posterior al labio, del que se separa por una sutura transversal visible y completa. Se distinguen dos regiones: prebasilar y gula (Fig. 29). El **prebasilar** es la parte anterior y presenta una serie de setas repartidas en una hilera en el margen anterior, que consta de un par lateral de setas largas (siempre) y un par medial de setas cortas (ausentes en algunas especies). En los ángulos laterales de la zona media suele aparecer un pequeño par de setas muy cortas y en la zona posterior, cerca de la gula, hay un par de setas largas laterales (siempre) y un par medial variable (generalmente de setas cortas, en algunas especies son largas y del mismo tamaño que el par lateral). La variabilidad individual en la disposición de las setas cortas es muy frecuente.

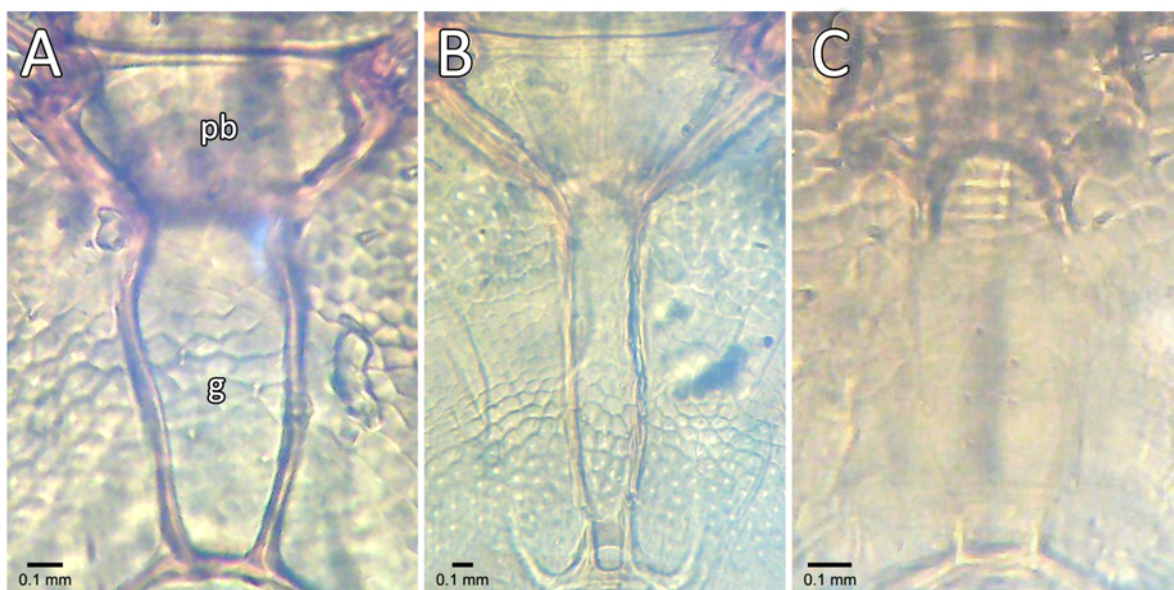


Fig. 29. Basilar en *Typhlocharis* (M.Ópt.), mostrando los diferentes tipos de gula. A.- Gula ancha (*T. pacensis*). B.- Gula estrecha (*T. elenae*). C.- Gula difusa (*T. scrofa*). Abreviaturas: **pb**, prebasilar; **g**, gula.

La **gula** está fusionada a la cápsula cefálica, carece de setas, y al microscopio óptico se percibe como dos suturas subparalelas que unen el prebasilar con el borde posterior de la cabeza. Se distinguen tres morfologías (PÉREZ-GONZÁLEZ & ZABALLOS, 2013c):

- Gula ancha: aproximadamente el doble de larga que ancha. Las suturas son claramente visibles y están ligeramente arqueadas (Fig. 29 A).
- Gula estrecha: aproximadamente cuatro o cinco veces más larga que ancha. Las suturas son claramente visibles, subparalelas (Fig. 29 B).
- Gula difusa: proporciones como la gula ancha pero la sutura solo es visible en los extremos proximal y distal, se fusiona por completo a la cápsula cefálica en la zona media (Fig. 29 C).

La forma de la gula está ligada a las proporciones cefálicas: una gula estrecha es típica de las especies con cabezas hipertrofiadas (ej. *T. carpetana*). En las especies con dimorfismo sexual en las proporciones cefálicas los machos tienen cabezas más grandes y gulas más estrechas que las hembras. El modelo de gula difusa es el menos frecuente y parece derivar directamente del modelo de gula ancha.

3.3.2. Tórax

Pronoto

El **pronoto** es el terguito del primer segmento torácico y en *Typhlocharis* es muy característico por su forma de escudo cuadrangular (Fig. 30 A), con márgenes laterales más o menos paralelos, nunca cordiforme como en el resto de Anillini. Es una estructura habitualmente utilizada en las descripciones del género (NORMAND, 1915) y tiene cierto potencial como herramienta taxonómica. La zona central (**disco**) está aplanada y presenta un surco medio suave (con una sutura media visible por transparencia) y uno (en la mayoría de especies) o raramente dos pares (ej. *T. quadridentata*) de surcos laterales longitudinales, poco profundos. Toda la superficie está cubierta por microrreticulación subhexagonal o isodiametral.

El margen anterior del pronoto puede ser más o menos recto, suavemente sinuoso o curvarse levemente hacia dentro (Fig. 31) y tiene una **crenulación** (pequeñas ondulaciones del margen asociadas a la base de una hilera de setas) con diferente grado de desarrollo: apenas perceptible (ej. *T. carpetana*), moderada (ej. *T. santschii*, Fig. 30 C 4) o fuertemente marcada (ej. *T. hiekei*, Fig. 30 C 3). En la zona media puede aparecer el **hiato medial** (Fig. 30 C 4), que se define como un espacio liso y libre de setas, que interrumpe la crenulación del margen (PÉREZ-GONZÁLEZ & ZABALLOS, 2012). Este espacio tiene una anchura variable (generalmente es tan ancho como dos o tres espacios entre las setas adyacentes) y no aparece en todas las especies (ej. *T. hiekei*, Fig. 30 C 3).

El margen posterior también presenta crenulación y su forma es variable entre especies: puede ser recto, suavemente sinuoso o curvarse hacia fuera.

Los márgenes laterales presentan una serie de **dentículos** en la zona posterior, con grandes variaciones en número (entre dos y seis) y desarrollo: desde prácticamente inexistentes, como en *T. crespoides*, (Fig. 30 D 1), hasta muy marcados y con un aspecto fuertemente serrado, como en *T. baetica*, (Fig. 30 D 3). Por lo general, el modelo más extendido presenta dos o tres dentículos, irregulares y moderadamente marcados (ej. *T.*

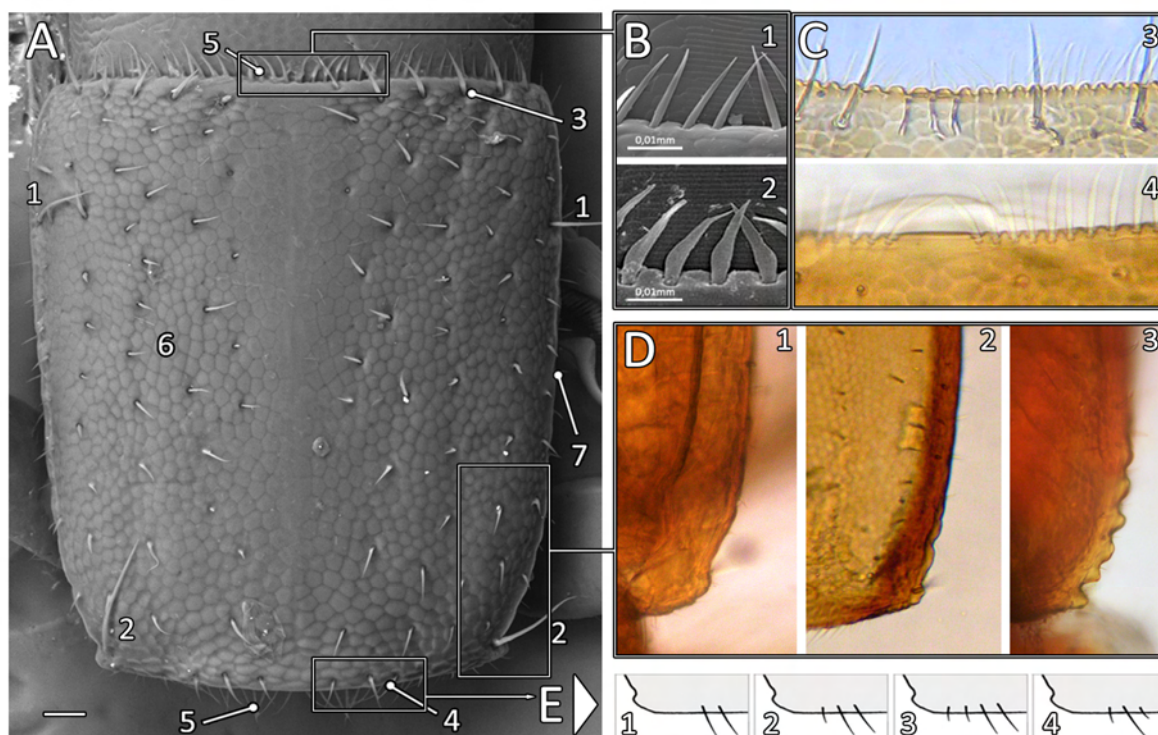


Fig. 30. Pronoto de *Typhlocharis*. A- Vista dorsal y quetotaxia (*T. amara* sp. n., SEM): 1- par de setas largas en el primer tercio de los márgenes laterales, 2- par de setas largas en los ángulos posteriores, 3- hilera de setas largas paralelas al margen anterior, 4- hilera de setas paralelas al margen posterior, 5- hileras de setas pequeñas en los márgenes anterior y posterior, 6- hileras longitudinales de setas pubescentes en el disco, 7- orla de setas pubescentes en los márgenes laterales. B.- Setas del margen anterior (detalle): 1- setas filiformes, finas (*T. prima*, SEM), 2- setas lanceoladas, gruesas (*T. zaballoi*, SEM). C.- Margen anterior del pronoto: 3- crenulación muy marcada, sin hiato medial (*T. hiebei*, M. Ópt.), 4- crenulación moderada, hiato medial ancho (*T. santschii*, M. Ópt.). D.- Dentículos posterolaterales: 1- muy leves o ausentes (*T. crespoidi*, M. Ópt.), 2- dos o tres pares, irregulares, moderadamente marcados (*T. deferreri*, M. Ópt.), 3- cinco o seis pares, fuertemente marcados, aspecto serrado (*T. baetica*, M. Ópt.). E.- Patrones de setas paralelas al margen posterior: 1- dos pares de setas largas; 2- dos pares de setas largas y un par cortas; 3- dos pares de setas largas y dos pares cortas; 4- tres pares, el segundo mucho más largo. Imagen B 2 modificada de SERRANO & AGUIAR (2014).

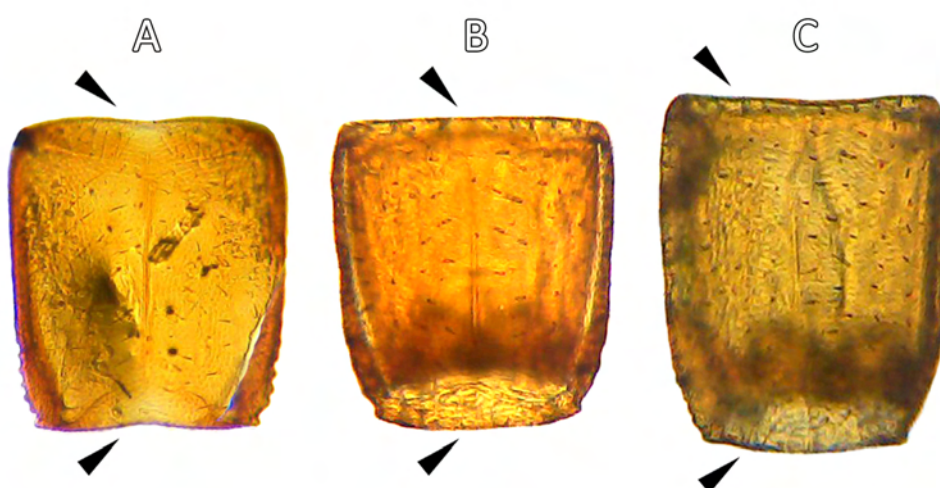


Fig. 31. Modelos de pronoto en *Typhlocharis*. A- Subcuadrado, apenas estrechado posteriormente, con margen anterior y margen posterior sinuosos (*T. baetica*). B.- Subtrapezoidal, claramente estrechado posteriormente, con margen anterior recto y margen posterior suavemente curvado (*T. atienzai*). C.- Rectangular, claramente más largo que ancho, con margen anterior y margen posterior suavemente curvados (*T. santschii*). Pronotos representados con la misma anchura para enfatizar la diferencia de proporciones. Márgenes anterior y posterior señalados con flechas.

deferreri, Fig. 30 C 2). Aunque estos dentículos se han incluido siempre en las descripciones, los resultados de este trabajo indican que no son una buena herramienta taxonómica y tienen un alto grado de variabilidad individual. El ángulo posterior está rematado por un pequeño diente romo de desarrollo variable.

Atendiendo a la forma general, se pueden definir varios modelos de pronoto:

- Subcuadrado (Fig. 31 A): La parte posterior está poco o nada estrechada respecto a la parte anterior. Este modelo presenta márgenes laterales rectos (ej. *T. baetica*) o suavemente arqueados (ej. *T. carinata*), un margen anterior sinuoso o recto y un margen posterior generalmente sinuoso.
- Subtrapezoidal (Fig. 31 B): La parte posterior es claramente más estrecha que la anterior. Los márgenes laterales están suavemente curvados. El margen anterior es recto o levemente curvado y el margen posterior suavemente curvado. Ej. *T. atienzai*.
- Rectangular (Fig. 31 C). Se pueden considerar una variante del modelo subtrapezoidal y tiene las mismas características, pero son claramente más largos que anchos. Ej. *T. santschii*.

La **quetotaxia** del pronoto (Fig. 30) es bastante constante en todo el género y está formada por:

- Un par de setas largas en el primer tercio de los márgenes laterales.
- Un par de setas largas en los ángulos posteriores.
- Una hilera anterior de entre cuatro y ocho pares de setas largas paralelas al margen, que pueden ser de la misma longitud (mayoría del género) o alternar setas largas y medianas (ej. *T. coenobita* **sp. n.**).
- Una hilera posterior de entre dos y cuatro pares de setas de distinta longitud, paralelas al margen posterior. Presentan diferentes patrones (Fig. 31 E), por lo general con dos pares de setas medianas acompañadas de un número variable de setas cortas o muy cortas (ninguno, uno o dos pares). Un patrón particular aparece en algunas especies, formado por tres pares de setas en los que el segundo par es mucho más largo (ej. *T. wrasei*, Fig. 31 E 4).
- Una hilera de setas pequeñas, regularmente distribuidas en los márgenes anterior y posterior. Estas setas suelen ser filiformes y muy finas (ej. *T. prima* Fig. 31 B 1), pero en algunas especies las setas de la zona central de la hilera anterior son lanceoladas, más robustas y gruesas (ej. *T. zaballosi* Fig. 31 B 2). En la hilera posterior son siempre filiformes.
- Setas pubescentes en el disco, distribuidas entre cuatro y seis pares de hileras longitudinales. En algunas especies la distribución de las setas es más irregular y puede ser difícil distinguir las hileras.
- Una orla de setas pubescentes cortas en los márgenes laterales.

El pronoto puede presentar un alto grado de variabilidad dentro de una misma población. El mejor ejemplo de esto se ha observado en *T. mixta* (PÉREZ-GONZÁLEZ *et al.*, 2013), donde las proporciones del pronoto abarcan formas subrectangulares, rectangulares y subcuadradas, con pocos dentículos romos e irregulares o muchos dentículos bien marcados (Fig. 32). Las asimetrías en el pronoto son frecuentes y afectan sobre todo a los dentículos posteriores (Fig. 32).

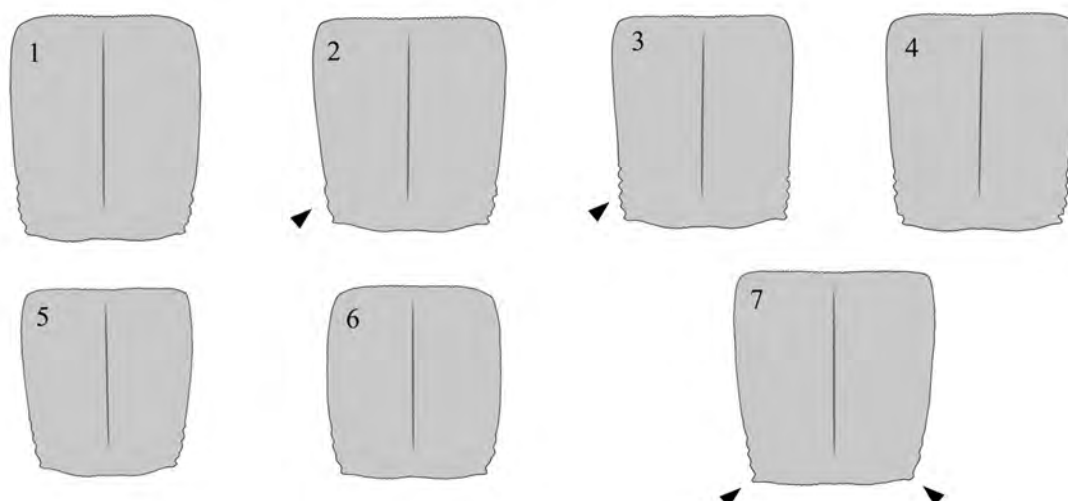


Fig. 32. Rango de variabilidad intraespecífica en los pronotos de *Typhlocharis mixta*: 1-2.- subcuadrados, con márgenes laterales suavemente curvados y dentículos posterolaterales bien marcados; 3-4.- rectangulares, con márgenes laterales rectos y dentículos posterolaterales numerosos y fuertemente marcados, con aspecto serrado; 5-6.- subcuadrados, con márgenes laterales suavemente curvados y pocos dentículos posteriores romos e irregulares; 7.- ángulos posteriores asimétricos en un mismo ejemplar. Modificado de PÉREZ-GONZÁLEZ *et al.* (2013).

Prosterno

La parte ventral del protórax consta del **prosterno** (medial) y los **proepisternos** (laterales). Los proepisternos son glabros, pero en el prosterno hay setas cortas dispersas y dos hileras anteriores de setas: una en el margen, formada por numerosas setas finas y largas y otra paralela a dicho margen con aproximadamente ocho o diez pares de setas cortas y robustas.

La sutura entre prosterno y proepisterno suele ser visible por transparencia (Fig. 33 A), pero en algunos casos (ej. *T. quadridentata*) aparece completamente fusionada y no se ve. El extremo posterior del prosterno tiene una prolongación media entre la articulación del primer par de patas (**apófisis prosternal**). Hay dos modelos:

- Apófisis alargada y estrecha, en forma de lengüeta (Fig. 33 B).
- Apófisis redondeada, con la zona distal ensanchada (Fig. 33 C).

El prosterno ha sido frecuentemente ignorado en las descripciones de *Typhlocharis*. La primera mención es tardía (ANDÚJAR *et al.*, 2008) y se centra en la quetotaxia. Salvo lo mencionado sobre la apófisis prosternal, no hay diferencias significativas entre las diferentes especies.

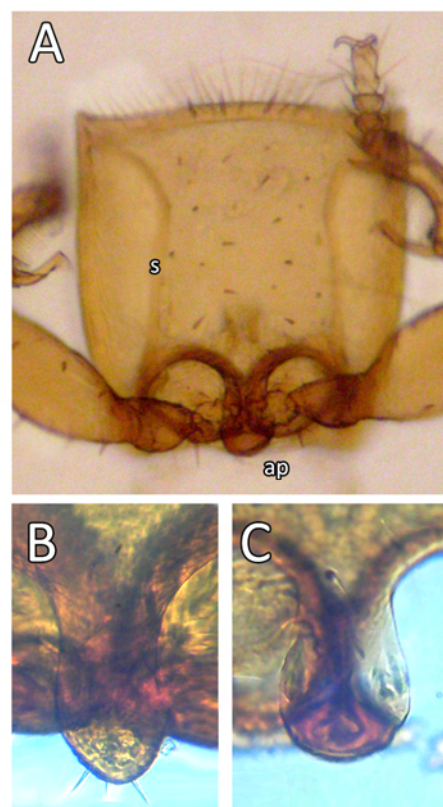


Fig. 33. Prosterno de *Typhlocharis*. A.- Vista general, sutura del prosterno visible (*T. scrofa* M. Ópt.). B-C.- Apófisis prosternal (M. Ópt.): B.- forma de lengüeta (*T. carinata*), C.- forma redondeada (*T. deferreri*). Abreviaturas: **ap**, apófisis prosternal; **s**, sutura entre prosterno y proepisterno.

Mesotórax y metatórax

Las piezas ventrales del **mesotórax** y el **metatórax** están unidas al abdomen con suturas visibles pero sin articulación funcional (Fig. 46). En las zonas de articulación del segundo y tercer par de patas siempre hay una cierta concavidad que permite libertad de movimiento a la articulación y algunas especies desarrollan fosetas laterales en esta región. Las **fosetas mesoepisternales**, entre el segundo y tercer par de patas, pueden formarse como una exageración de la concavidad natural del segundo par de patas (ej. *T. scrofa*, *T. tetramera*, ver Figs. 116 y 117) o bien ser independientes de ella (ej. *T. atienzai*, *T. bullaquensis*, ver Figs. 81 y 83). Las **fosetas metaepisternales** se sitúan entre la parte posterior del metaepisterno y la parte anterior del primer ventrito abdominal y siempre derivan de la concavidad natural de la articulación del tercer par de patas, que en algunas especies es particularmente profunda (ej. *T. belenae*, *T. lunai*, ver Figs. 69 y 104). Es habitual que presenten dimorfismo sexual, siendo un rasgo más desarrollado en las hembras. Este carácter se describió por primera vez en *T. gomezi* (ZABALLOS, 1991) y ha sido parcialmente valorado por ZABALLOS & RUIZ-TAPIADOR (1997) y SERRANO & AGUIAR (2002) en especies que presentan este tipo de fosetas bien desarrolladas.

Complejo elitral

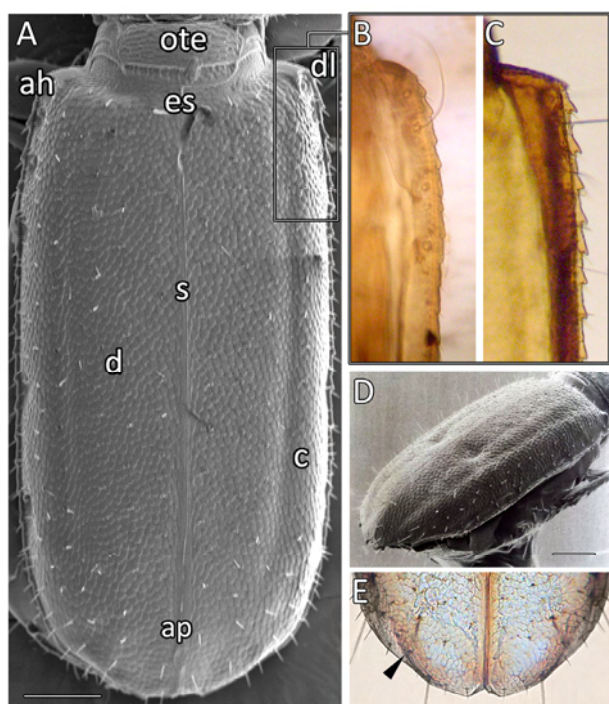


Fig. 34. Élitros de *Typhlocharis*. A- Vista general dorsal (*T. sp. aff. laurentii*, SEM). B-C.- Desarrollo de los dentículos laterales. B.- Dentículos poco desarrollados (*T. bazi*, M. Ópt.), C.- Dentículos ganchudos, muy desarrollados (*T. quarta*, M. Ópt.). D.- Fosetas dorsales en una hembra de *T. carmenae* (SEM). E.- Surco o luneta apical (*T. carinata*, M. Ópt.). Abreviaturas: **ah**, ángulo humeral; **ap**, ápice; **c**, carena de la 7ª estría; **d**, disco; **es**, región escutelar; **ote**, órgano transversal escutelar; **s**, sutura media. Imagen A cortesía de C. Andújar.

Los **élitros** de *Typhlocharis* están unidos por la sutura media formando una sola pieza, alargada y rectangular, con márgenes paralelos (Fig. 34 A). Han sido una de las estructuras mejor descritas en el género y presentan numerosos caracteres de gran importancia taxonómica.

La zona anterior (o **región escutelar**) se estrecha cerca de la articulación con el pronoto, donde los élitros se unen con el mesonoto y se encuentra el **órgano transversal escutelar**. La base de los élitros tiene dos pares de surcos laterales en forma de media luna. El **ángulo humeral** puede ser suave o abrupto y en algunas especies la zona del hombro se proyecta en un grueso dentículo humeral (ej. *T. quadridentata*).

Los márgenes laterales presentan una hilera de entre 16 y 30 **dentículos**, dándoles un aspecto serrulado. Estos dentículos están más desarrollados en el tercio anterior de los élitros y se hacen progresivamente más leves hacia la zona posterior, desapareciendo en la zona apical. Su grado de desarrollo varía entre especies, desde dentículos muy poco marcados, apenas visibles (ej. *T.*

tetramera, *T. bazi*, Fig. 34 B) a dentículos muy marcados, triangulares (ej. *T. carmenae*) o ganchudos (ej. *T. quarta*, Fig. 34 C).

La zona dorsal (**disco**) está deprimida en la zona central, pero se eleva en una carena longitudinal a cada lado, en la zona correspondiente a la 7ª **estría** en otros Carabidae (Fig. 34). El disco está cubierto por microrreticulación isodiametral o subhexagonal y puede presentar concavidades o fosetas pares en la zona media, un carácter con dimorfismo sexual observado en las hembras de dos especies: *T. carmenae*, con un par de fosetas circulares, profundas, (Fig. 34 D) (ZABALLOS & RUÍZ-TAPIADOR, 1995); y *T. estrellae*, con dos depresiones leves, apenas insinuadas (ZABALLOS & RUÍZ-TAPIADOR, 1997).

La **zona apical** de los élitros es compleja y muestra una gran diversidad morfológica. Según la extensión de la carena longitudinal de la 7ª **estría** los élitros de *Typhlocharis* se dividen en dos modelos básicos:

- Zona apical en arco. La carena longitudinal no llega hasta la zona apical (Fig. 35 A). Ej. *T. coenobita* **sp.n.**
- Zona apical con raíl. La carena longitudinal llega hasta la zona apical y forma un pliegue en la superficie interna de los élitros asociado al ápice de la 7ª **estría** (Fig. 35 B). Este pliegue es visible dorsalmente como una fina línea oscura. Ej. *T. amara* **sp.n.** Se propone el nombre de **raíl** para esta estructura.

En el primer modelo, el borde posterior de los élitros puede ser redondeado (ej. *T. fancelloi*) o suavemente sinuoso (ej. *T. armata*) y en algunas especies presenta un par de surcos laterales suaves o **lunetas apicales** (ej. *T. carinata*, Fig. 34 E).

Muchas especies desarrollan **dentículos apicales** en el borde marginal engrosado en la zona apical de los élitros (margen de la epipleura). Las diferentes combinaciones de estos dentículos que se observan en el género derivan de tres tipos básicos:

- Dentículos asociados a la 7ª **estría** (Fig. 36 B). Propios de los ápices con raíl. El dentículo se desarrolla a partir del contacto del borde de la epipleura con el pliegue de la 7ª **estría**, donde se forma un engrosamiento de la cutícula que sirve de base al dentículo. Este tipo de dentículos presenta distinto grado de desarrollo: pequeños y romos, muy leves (ej. *T. outereloi*), grandes y apuntados (ej. *T. quadridentata*) e incluso, ganchudos (ej. *T. daemoniaca* **sp. n.**).
- Dentículos asociados a la sutura (parasuturales) (Fig. 36 B). Se dan en ambos modelos de ápices. El margen de la sutura es anguloso en muchas especies y a partir de ahí se forma el dentículo. Hay gran variabilidad en este tipo de estructura, desde lo que se puede considerar un ángulo muy acusado, triangular y apuntado pero que

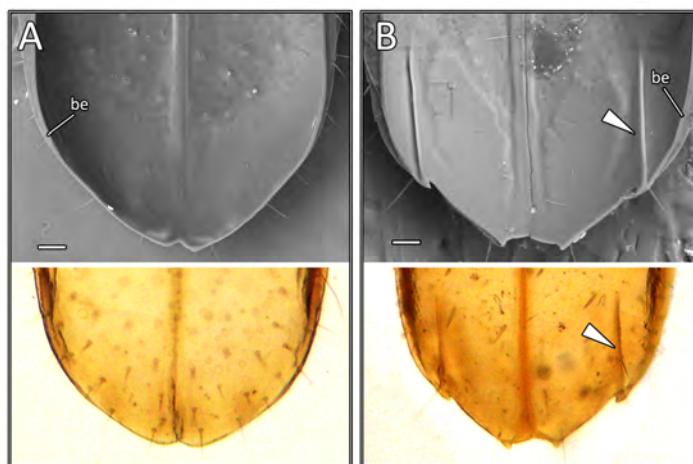


Fig. 35. Zona apical de los élitros. A.- Carena longitudinal de la 7ª **estría** no prolongada hasta el ápice (*T. coenobita* **sp.n.**): vista ventral (SEM), vista dorsal (M.Ópt.). B.- Carena longitudinal de la 7ª **estría** prolongada hasta el ápice, formando un pliegue, el raíl (flecha blanca) en la superficie interna del élitro (*T. amara* **sp.n.**): vista ventral (SEM), vista dorsal (M.Ópt.). Escala: 0,02 mm Abreviaturas: **be**, borde de la epipleura.

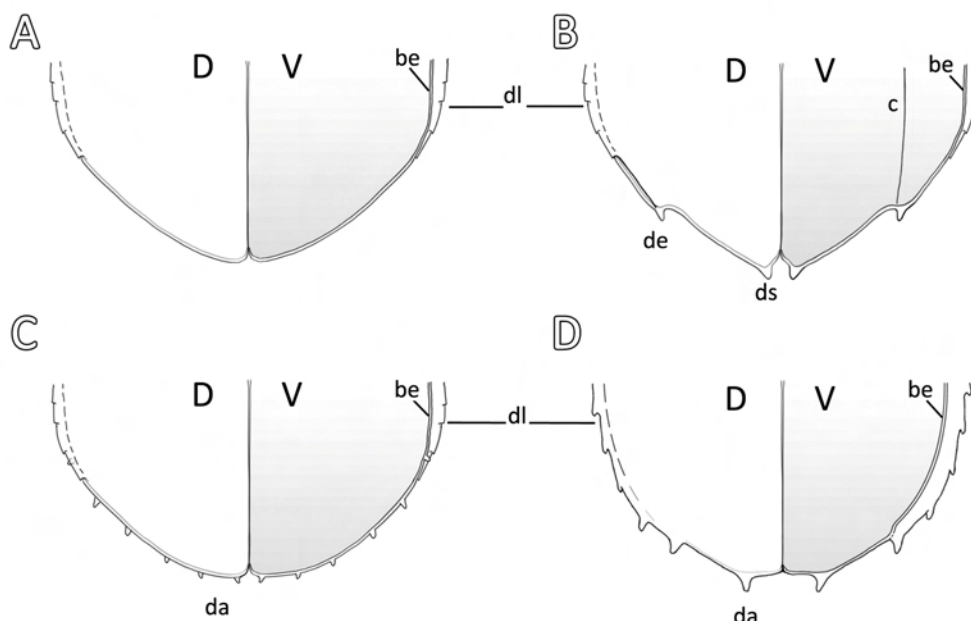


Fig. 36. Dentículos apicales en *Typhlocharis*. A.- Ápice redondeado, sin dentículos (*T. algarvensis*). B.- Ápice con dentículos asociados a la 7ª estría y a la sutura (*T. intermedia*). C.- Ápice con dentículos supernumerarios, independientes de otras estructuras elitrales (*T. baetica*). D.- Ápice con dos o tres pares de dentículos, los más externos derivan de los dentículos laterales (*T. tertia*). Abreviaturas: **D**, dorsal; **V**, ventral; **c**, carena de la 7ª estría; **be**, borde de la epipleura; **da**, dentículo apical supernumerario; **de**, dentículo asociado a la 7ª estría; **dl**, dentículos laterales; **ds**, dentículo parasutural.

no forma verdaderos dentículos (como ocurre en *T. hiekei*) a dentículos muy prominentes (como ocurre en *T. quadridentata*).

- Dentículos numerosos, supernumerarios, independientes de otras estructuras apicales (Fig. 36 C). Sólo se dan en ápices en arco. Los dentículos se forman directamente a partir del borde marginal. Las especies con este tipo de dentículos suelen desarrollar entre cuatro y siete pares de dentículos, con alto grado de variabilidad individual (ej. *T. mixta*).

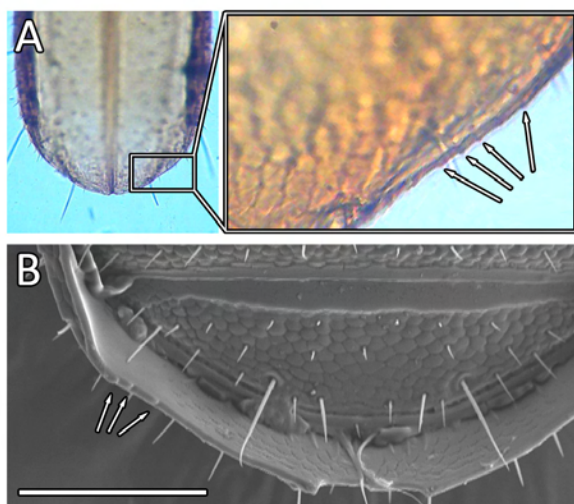


Fig. 37. Margen apical con microdentículos. A.- *T. paulinoi*, ápice y detalle de los microdentículos (flechas blancas) (M.Ópt.). B.- *T. sp. aff. laurentii* (SEM). Escala: 0,1 mm. Imagen B cortesía de C. Andújar.

En *T. tertia*, la configuración de dentículos es excepcional dentro del género. Tiene dos o tres pares de dentículos grandes: un par cercano a la sutura y dos pares laterales que, a diferencia de otras especies con dentículos supernumerarios, parecen derivar directamente de los dentículos laterales que se extienden invadiendo el margen posterior (Fig. 36 D).

En algunas especies (ej. *T. paulinoi*, *T. besucheti*, *T. laurentii*) el margen apical de los élitros presenta una serie de irregularidades escamosas (Fig. 37) que recuerdan a una versión en miniatura del tercer tipo de dentículos. Se propone el nombre de **microdentículos** para estas estructuras.

Poros

Intercalados entre la microescultura del disco se encuentran los **poros** elitrales, unas pequeñas punteaduras distribuidas en la superficie del dorso y que atraviesan los élitros (Fig. 38). Aparecen en casi todas las especies del género, pero con diferente grado de desarrollo. Suelen ser pequeños y apenas conspicuos, distribuidos a lo largo de la 7ª estría y dispersos por el disco (ej. *T. silvanoides*, *T. coenobita* **sp. n.**). En algunas especies son grandes, muy desarrollados y con una distribución concreta: un grupo de poros en la región escutelar y tres hileras longitudinales: una sutural, una asociada a la 7ª estría y una o dos hileras discales (ej. *T. estrellae*, Fig. 38). En cada hilera los poros se reparten irregularmente, a veces hay poros dobles.

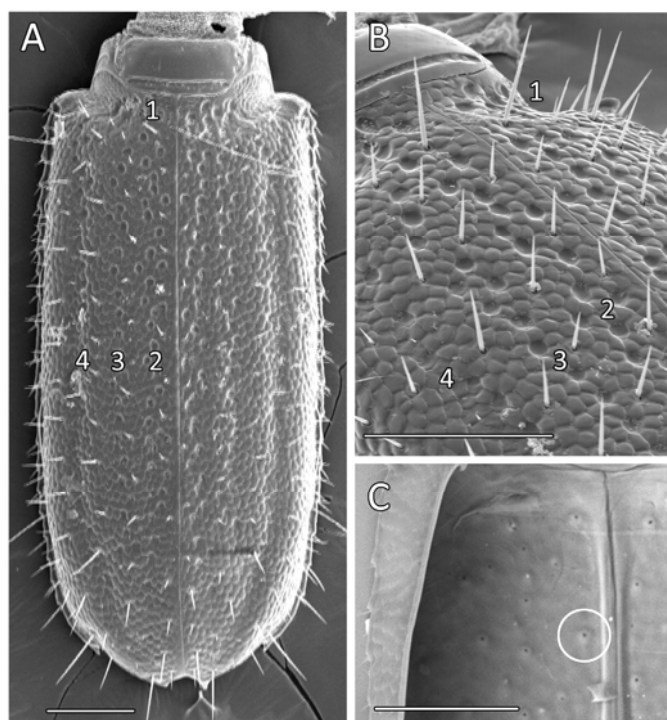


Fig. 38. Poros elitrales. A-B.- Distribución de los poros elitrales en *T. aff. estrellae* (SEM): 1.- poros de la región escutelar, 2.- hilera sutural, 3.- hilera discal, 4.- hilera asociada a la 7ª estría. A. Vista dorsal; B.- Detalle. C.- Superficie interna del élitro, mostrando los poros (*T. coenobita* **sp.n.**, SEM). Escala: 0.1mm. Imágenes A y B

Se conocen poros semejantes en la superficie elitral de otros Anillini, como *Geocharis* (e.g. ZABALLOS, 1989a, 2005; SERRANO & AGUIAR 2011, 2012). La primera mención de este carácter en *Typhlocharis* es de ZABALLOS & RUÍZ-TAPIADOR, (1995). Se desconoce su función, aunque la comunicación con la parte interna del élitro sugiere una participación en procesos de intercambio gaseoso o captación de humedad.

Órgano transversal escutelar

El **órgano transversal escutelar** es una estructura del mesonoto localizada en la base de los élitros (el escutelo en la mayoría de coleópteros). Consta de una plataforma anterior que puede ser lisa o estar cubierta de microescultura irregular (Fig. 39 A), una ranura transversal posterior y un complejo de cámaras o cavidades internas, abiertas en la zona inferior del élitro (Fig. 39 B). En los laterales se une con los élitros junto a los surcos en forma de media luna del estrechamiento elitral. La ranura transversal es variable y se distinguen las siguientes formas:

- Margen recto, ranura estrecha (Fig. 39 C 1). Es la morfología predominante en la mayoría de especies. Ej. *T. silvanoides*.
- Margen curvado o triangular, ranura estrecha (Fig. 39 C 2). Ej. *T. besucheti*.
- Margen con una proyección espiniforme en la zona media, ranura estrecha longitudinalmente (Fig. 39 C 3). Ej. *T. martini*.
- Margen festoneado o irregular, ranura estrecha (Fig. 39 C 4). Ej. *T. wrasei*.
- Margen recto, ranura amplia, en forma de "D" (Fig. 39 C 5). Ej. *T. diecki*.

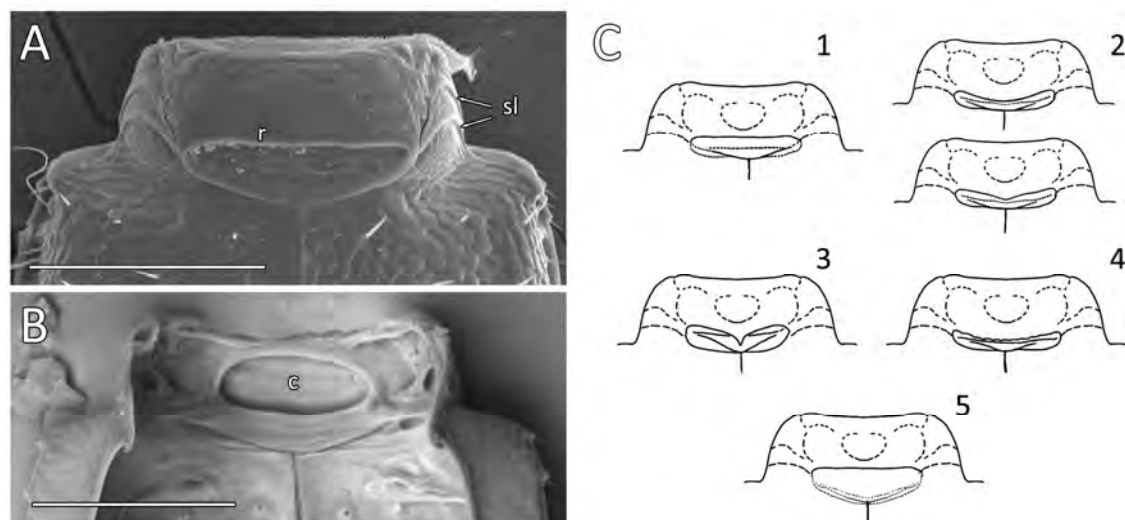


Fig. 39. Órgano transversal escutelar en *Typhlocharis*. A. Vista dorsal (*T. sp. grupo quadridentata*, SEM). B.- Vista ventral (*T. coenobita sp. n.*, SEM). Escala: 0,1 mm. C.- Diagramas de los diferentes tipos: 1- margen recto, ranura estrecha, 2- margen curvado o triangular, ranura estrecha, 3- margen con una proyección espiniforme en la zona media, ranura estrecha, 4- margen festoneado o irregular, ranura estrecha, 5- margen recto, ranura amplia, en forma de “D”. Abreviaturas: c, cámara interna; r, ranura posterior; sl, surco lateral. Imagen A cortesía de C. Andújar.

COIFFAIT (1969) mencionó un “escutelo transverso” en la descripción de *Microcharidius*, pero fueron ZABALLOS & RUÍZ-TAPIADOR (1995) quienes propusieron la denominación de “órgano escutelar” para describir una “hendidura transversal mediana” en la base de los élitros de *T. carmenae*. ZABALLOS & BANDA (2001) revisaron este carácter en las especies del **grupo baetica**. Su función es desconocida, aunque ZABALLOS & RUÍZ-TAPIADOR, (1995) sugirieron un posible papel en la audición o la estridulación. Esta estructura aparece en otros Anillini (*pers. obs.* en *Anillinus minor*, *Geocharis amicorum* y *Pseudanillus elegantulus*), aunque su forma es diferente en cada género.

Ojales

ZABALLOS & BANDA (2001) describieron los **ojales elitrales** en *Typhlocharis*, una estructura que COIFFAIT (1969) ilustró por primera vez en la descripción de *T. armata* y que se corresponde con la “fenêtre juxtascutellaire” descrita por JEANNEL (1937), a pesar de que JEANNEL menciona de forma explícita que está ausente en *Typhlocharis*. Más allá de alguna mención esporádica en las descripciones, permanecen sin valorar.

Los ojales elitrales son dos zonas irregulares rodeadas de cutícula engrosada que dejan un espacio central de aspecto membranoso. Se sitúan en la zona anterior de los élitros, a ambos lados de la sutura media (Fig. 40). No son visibles con SEM, sólo se aprecian por transparencia a microscopio óptico, lo que sugiere que no

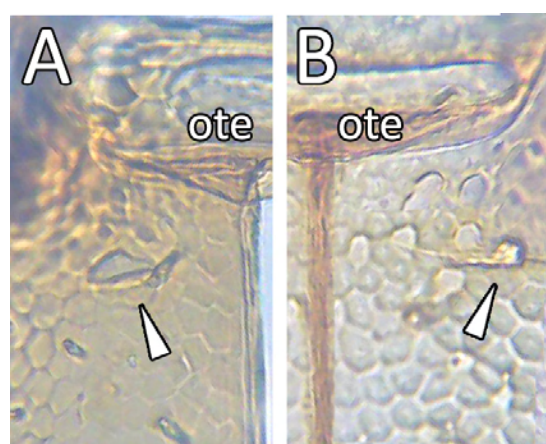


Fig. 40. Ojales elitrales (M.Ópt.): A- forma ovalada irregular (*T. quadridentata*). B.- atrofiado (*T. estrellae*). Abreviaturas: ote, órgano transversal escutelar.

están comunicados con el exterior. Se desconoce su función, aunque por el aspecto membranoso de la zona central se ha sugerido que esté vinculada con la audición (ZABALLOS & BANDA, 2001). Pueden tener forma de ranura (ej. *T. silvanoides*), forma ovalada (ej. *T. quadridentata*, Fig. 40 A) o estar atrofiados y formados solamente por un botón irregular de cutícula engrosada (ej. *T. estrellae*, Fig. 40 B). Es común que presenten engrosamientos cuticulares dobles o triples y hay una gran variabilidad entre individuos. Solo se ha observado un caso en el que no hay ojales (*T. belenae*).

Quetotaxia

La quetotaxia elitral de *Typhlocharis* es muy variada. En la zona anterior de los élitros de la mayor parte del género hay un par de **setas escutelares** (Fig. 41) que destacan de la pubescencia circundante (ej. *T. silvanoides*), pero en algunas especies son indistinguibles (ej. *T. carinata*).

En el disco se sitúan las **setas discales** largas y cinco o seis hileras longitudinales irregulares de pubescencia discal. Las setas discales no aparecen en todas las especies y puede haber un solo par (siempre anterior) o varios pares (siempre un par anterior y entre dos y cuatro pares, medios y posteriores) (Fig. 41 B). La pubescencia discal puede ser corta (ej. *T. silvanoides*) o larga (ej. *T. hiekei*) y en algunas especies es heterogénea: la pubescencia de la tercera hilera alterna setas cortas y largas (ej. *T. portilloi*, ZABALLOS (1991) lo describe como “pequeñas setas esparcidas de tamaños variados”). Se propone la denominación de **setas pseudodiscales** para estas setas pubescentes largas que pueden llegar a confundirse con verdaderas setas discales.

La **serie umbilicada** se ubica en los laterales de los élitros y consta de entre cuatro y ocho setas distribuidas en un grupo anterior o humeral y un grupo posterior. Las especies con ocho setas (ej. *T. silvanoides*) tienen un grupo anterior formado por una seta corta (1ª), una seta larga (2ª), una seta corta (3ª) y una seta larga (4ª); y un grupo posterior formado por una seta corta (5ª), una seta larga (6ª), una seta corta (7ª) y una seta larga (8ª) (Fig. 42 B 1). Se expresa con la fórmula: “nº de setas del grupo anterior + nº de setas del grupo posterior” (JEANNE, 1973), en el caso anterior sería “4+4”.

A partir de este modelo derivan todas las demás combinaciones observadas en el género (Fig. 42 B). El grupo posterior puede quedar reducido a tres setas (por pérdida de la seta 5ª, ej. *T. diecki*, Fig. 42 B 3), dos (pérdida de las setas 5ª y 7ª, ej. *T. outereloi*, Fig. 42 B 4) o una (pérdida de las setas 5ª, 7ª y 8ª, ej. *T. prima*, Fig. 42 B 5). El grupo anterior mantiene cuatro setas excepto en *T. portilloi* y *T. carpetana* donde se pierde la seta 3ª (Fig. 42 B 2).

Esta reducción y plasticidad de la serie umbilicada de *Typhlocharis* es única entre los Anillini y ha otorgado una gran importancia a este carácter en la taxonomía del género (ZABALLOS & RUÍZ-TAPIADOR, 1997). La serie umbilicada es inestable en algunas especies (ej. *T. singularis* o *T. armata*; SERRANO & AGUIAR, 2002; ZABALLOS & PÉREZ-GONZÁLEZ, 2011a,b) en las que diferentes individuos de la misma población pueden presentar distinta serie umbilicada. También se han observado casos de series umbilicadas asimétricas en un mismo individuo.

Los márgenes laterales presentan además una seta corta asociada a cada dentículo, formando una orla lateral. En algunas especies (ej. *T. algarvensis*) la última seta de esta orla es más larga y destaca sobre el resto.

En el ápice de los élitros se encuentra un par de **setas apicales**, junto a la sutura, y uno o más pares de **setas subapicales**, además de pubescencia apical dispersa. La

distribución y combinación de setas genera una serie de patrones que pueden resumirse en los siguientes modelos (Fig. 41 C):

- Orla apical de setas pubescentes: pueden ser cortas (ej. *T. matiasi*) o largas (ej. *T. baetica*), pero no se distingue ningún par de setas que destaque sobre el resto (Fig. 41 C 1).
- Orla de pubescencia fina, con un par de setas apicales destacado (ej. *T. armata*) (Fig. 41 C 2).
- Orla de pubescencia fina, con un par lateral de setas subapicales destacado. (ej. *T. carinata*, *T. fancelloi*, *T. bazi*) (Fig. 41 C 3).
- Un par de setas apicales largas y dos pares de setas subapicales, el más lateral largo. (ej. *T. jeannei*) (Fig. 41 C 4).

Patas

Como en todos los coleópteros, cada pata consta de **coxa**, **trocánter**, **fémur**, **tibia** y **tarso** (Fig. 43 A, B). Las patas de los Anillini suelen describirse de forma escueta ya que su forma es bastante general. Sin embargo, es relativamente frecuente que se desarrollen estructuras como espinas, dientes, quetotaxia modificada, protuberancias o angulosidades, como ocurre por ejemplo en *Geocharis* (e.g. ZABALLOS, 1990; SERRANO & AGUIAR, 2012), *Anillinus* (e.g. SOKOLOV *et al.* 2004; SOKOLOV, 2012), *Pelodiaetodes* (SOKOLOV, 2015) o *Geocharidius* (SOKOLOV & KAVANAUGH, 2014). En *Typhlocharis* la diversidad morfológica de las patas es bastante alta y se han descrito estructuras con potencial valor taxonómico (e.g. COIFFAIT, 1969; ZABALLOS & FARINÓS, 1995; ZABALLOS & RUIZ-TAPIADOR, 1995, 1997; ZABALLOS & WRASE, 1998; ORTUÑO, 2000; SERRANO & AGUIAR, 2006a, b).

Coxas

Las coxas están unidas a sus respectivos segmentos torácicos sin articulación libre. No se han usado tradicionalmente como carácter taxonómico, ya que no presentan diferencias con el resto de Anillini. Las **procoxas** y las **mesocoxas** son redondeadas y no se ha observado variabilidad entre especies. Las **metacoxas** se alargan hacia los laterales, en forma de lágrima y el margen posterior forma un saliente normalmente redondeado, pero que en algunas especies es triangular y acaba en un ángulo prominente (ej. *T. baeturica*, Fig. 43 C). Se propone el nombre de **solapa metacoxal** para este saliente, que no se había descrito anteriormente.

Trocánteres

Los **protrocánteres** tienen forma de cáliz y no presentan ningún tipo de variabilidad entre especies (Fig. 43 A). Los **mesotrocánteres** tienen una morfología similar pero en *T. wrasei* y *T. hiekei* tienen dimorfismo sexual y en los machos aparece una espina (Fig. 43 D), muy leve o ausente en las hembras.

Los **metatrocánteres** presentan un elevado grado de diversidad morfológica. En la mayor parte del género son redondeados y tienen el aspecto general típico de los carábidos (ej. *T. singularis*, Fig. 43 E 1). Sin embargo, en muchas especies los metatrocánteres son angulosos, con el borde posterior prolongado en distinto grado: desde formas cuadrangulares con un ángulo más o menos recto (ej. *T. belenae*, Fig. 43 E 2), hasta aquellos que forman una fuerte espina (ej. *T. elenae*, Fig. 43 E 3). Este tipo de metatrocánteres presentan dimorfismo sexual y, por lo general, las hembras presentan

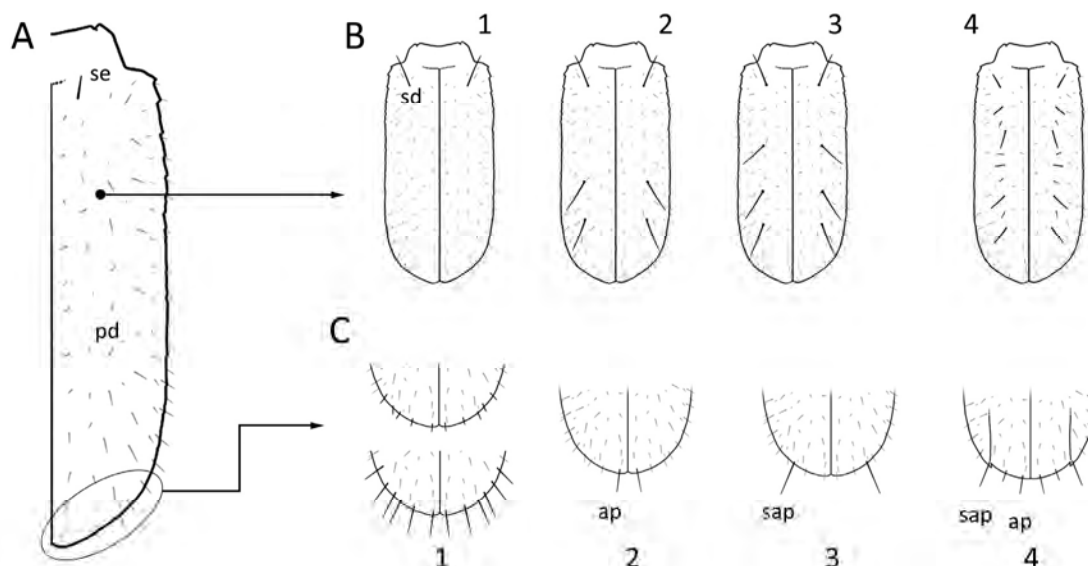


Fig. 41. Quetotaxia elital de *Typhlocharis*. A.- Distribución de las setas escutulares y la pubescencia discal en un élitro sin setas discales ni apicales. La serie umbilicada se ha omitido en el diagrama. B.- Variación en los patrones de setas discales: 1- un par, anterior; 2- tres pares, uno anterior, dos posteriores; 3- cuatro pares, uno anterior, uno medio y dos posteriores; 4- pseudodiscales, setas de longitud heterogénea en la tercera hilera. C.- Variación en los patrones de setas en la región apical: 1- orla de setas pubescentes, cortas o largas, ningún par destaca sobre el resto; 2- pubescencia corta, un par de setas apicales destacado; 3- pubescencia corta, un par de setas subapicales destacado; 4- un par de setas apicales largas y dos pares de setas subapicales (el más lateral largo). Abreviaturas: **ap**, setas apicales; **pd**, pubescencia discal; **se**, setas escutulares; **sap**, setas subapicales; **sd**, setas discales.

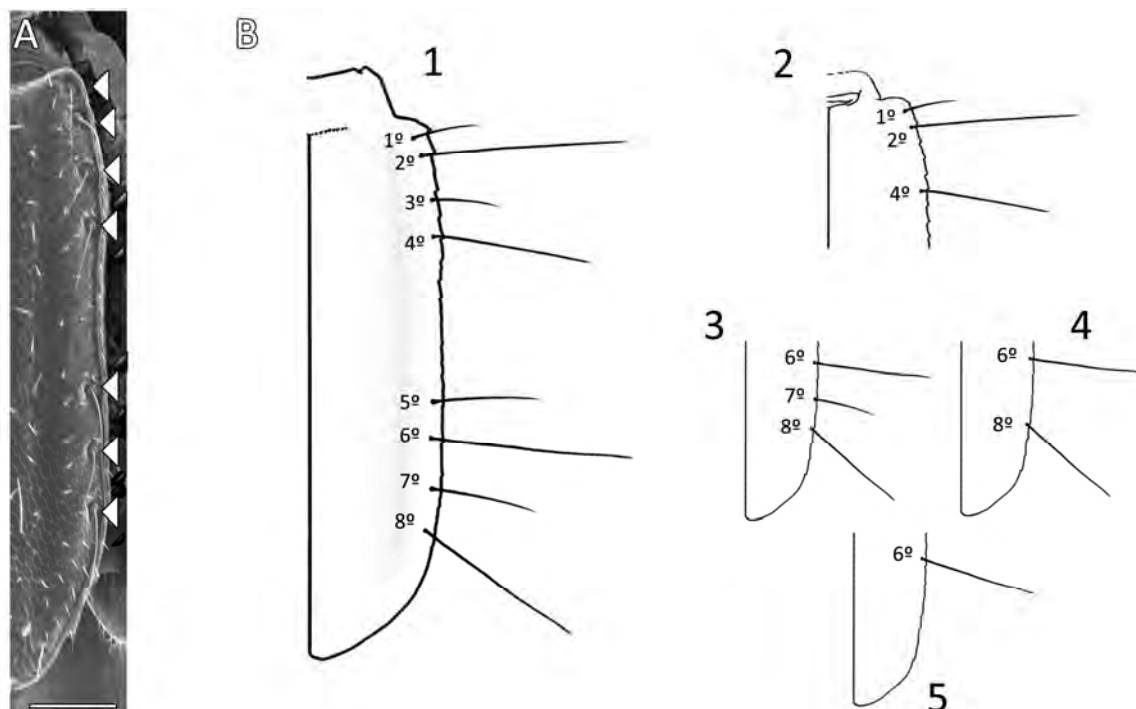


Fig. 42. Quetotaxia elital de *Typhlocharis*: serie umbilicada. A. Vista general de una serie umbilicada tipo 4+3 (*T. sp. aff. toletana*, SEM). B. Variación de patrones en el género: 1- Serie umbilicada formada por un grupo anterior y un grupo posterior de cuatro setas cada uno (ej. *T. silvanoides*); 2- reducción del grupo anterior por pérdida de la seta 3ª (ej. *T. carpetana*); 3-5- reducciones del grupo posterior: 3- tres setas, pérdida de la seta 5ª (ej. *T. diecki*); 4- dos setas, pérdida de las setas 5ª y 7ª (ej. *T. outerelei*); 5- una seta, sólo permanece la 6ª (ej. *T. prima*).

el carácter menos desarrollado. En una especie, *T. carmenae*, el dimorfismo es atípico: en los machos son suavemente angulosos y en las hembras son muy alargados (Fig. 43 E 4).

Fémures

Los fémures tienen una forma ahusada, más gruesos en la zona media que en los extremos (Fig. 43 F). Están cubiertos de microrreticulación irregular o escamosa. El margen interno del fémur es variable: puede ser liso (en la mayoría de especies, ej. *T. portilloi*), rugoso o escamoso (ej. *T. besucheti*) o estar cubierto por una serie de pequeños tubérculos o protuberancias bien patentes (ej. *T. baetica*, *T. carinata* ver Fig. 43 F 4). Habitualmente los tres pares de patas presentan el mismo tipo de superficie interna, pero no es raro que, en algunas especies, las rugosidades o protuberancias aparezcan sólo en uno o dos pares de patas en diferentes combinaciones y grados de desarrollo.

Los **profémures** de la mayoría de las especies se ajustan a la forma ahusada general, con márgenes anterior y posterior suavemente curvados (ej. *T. portilloi*, Fig. 43 F 1). Es frecuente que el margen posterior sea anguloso, en distinto grado según especies: desde un ángulo muy suave, apenas triangular y romo (ej. *T. silvanoides*), hasta un margen fuertemente anguloso, formando un dentículo grueso (ej. *T. armata*, *T. bazi*) (Fig. 43 F 2). Los profémures con estas características son prácticamente iguales en ambos sexos, pero otras especies presentan un fuerte dimorfismo sexual. *T. carinata* y *T. lunai* tienen un dentículo estrecho y prominente, independiente de la angulosidad del margen, que sólo se da en machos (Fig. 43 F 4). Los machos de *T. monastica*, *T. peregrina* y *T. navarica* tienen profémures mazudos, delgados en la zona proximal y muy dilatados en la zona media y distal (Fig. 43 F 3), las hembras tienen el aspecto normal.

Los **mesofémures** presentan poca variabilidad, aparte de un margen interno más o menos anguloso. En *T. wrasei* aparecen uno o dos dentículos muy fuertes en la parte interna (Fig. 43 G), con dimorfismo sexual (más leves en las hembras).

Los **metafémures** tienen el aspecto normal, ahusado, con el margen posterior suavemente curvado (ej. *T. portilloi*) o anguloso en distinto grado (ej. *T. silvanoides*, *T. bivari*), ángulo que puede exagerarse formando uno (*T. navarica*) o dos (*T. wrasei*) netos dentículos (Fig. 43 H). Algunas especies tienen ligeras variaciones de la forma general con un aspecto característico: por ejemplo en *T. toletana* o *T. gonzaloi*, la zona proximal del metafémur está adelgazada, dando un aspecto general pedunculado; mientras que en *T. diecki* tiene forma de “coma”, con la zona distal suavemente dilatada y el margen interno muy redondeado.

La presencia de espinas y modificaciones en la superficie interna de los fémures no es rara en Anillini (e.g. SERRANO & AGUIAR, 2012; SOKOLOV, 2012; SOKOLOV *et al.* 2014) y sugiere un alto nivel de homoplasia en el desarrollo de estos rasgos.

Tibias

Las **protibias** están suavemente arqueadas y su rasgo más característico es el **órgano limpiador** de las antenas (Fig. 44 A), una estructura compleja formada por una hendidura pectinada en su superficie interna, con una densa hilera de setas gruesas y paralelas, limitada en la parte posterior por una gran espina recurvada y aplanada (“espolón mediano” *sensu* ZABALLOS, 1983, o “seta securiforme” *sensu* ANDÚJAR *et al.*, 2008 y ORTUÑO & GILGADO, 2011). Apenas hay variabilidad en esta estructura, excepto en la forma de su extremo, que puede ser apuntado y fino o, muy raramente, romo y espatulado (ej. *T. diecki*). Se propone el nombre de **espolón guía** para esta espina.

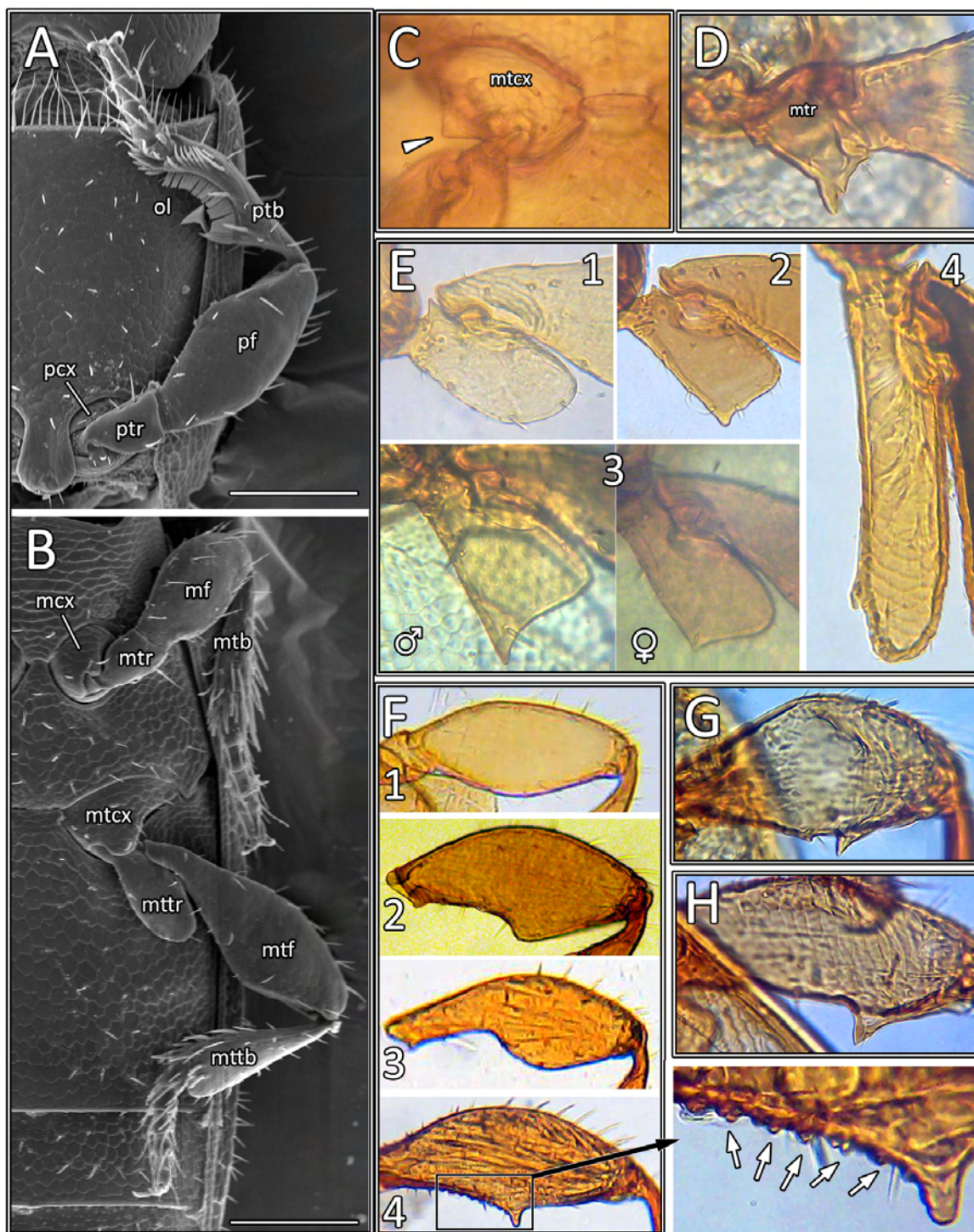


Fig. 43. Patas de *Typhlocharis* (vista ventral). A.- Primer par de patas (*T. aff. toletana*, SEM). B.- Segundo y tercer par de patas (*T. aff. toletana*, SEM). Escala: 0,1 mm. C.- Metacoxa de *T. baeturica*, con solapa metaxocal triangular (flecha blanca) (M. Ópt.). D.- Mesotrocáncer con espina en un macho de *T. hiekei* (M. Ópt.). E.- Variabilidad de los metatrocánteres: 1- forma redondeada (*T. singularis*, M. Ópt.), 2- suavemente anguloso, cuadrangular (macho de *T. belenae*, M. Ópt.), 3- muy anguloso, con fuerte dimorfismo sexual (*T. elenae*, M. Ópt.), 4- alargado (hembra de *T. carmenae*, M. Ópt.). F.- Variabilidad de los profémures: 1- forma general, margen posterior suavemente curvado (*T. portilloi*, M. Ópt.), 2- margen posterior fuertemente anguloso (*T. bazi*, M. Ópt.), 3- profémur mazudo (macho de *T. monastica*, M. Ópt.), 4- profémur con un denticulo prominente (macho de *T. carinata*, M. Ópt.), con detalle del margen posterior cubierto de tubérculos. G.- Mesofémur con denticulos (macho de *T. wrasei*, M. Ópt.). H.- Metafémur con denticulos (macho de *T. wrasei*, M. Ópt.). Abreviaturas: **pcx**, procoxa; **ptr**, protrocáncer; **pf**, profémur; **ptb**, protibia; **ol**, órgano limpiador; **mcx**, mesocoxa; **mtr**, mesotrocáncer; **mf**, mesofémur; **mtb**, mesotibia; **mtcx**, metacoxa; **mttr**, metatrocáncer; **mtf**, metafémur; **mttb**, metatibias. Imágenes A y B cortesía de C. Andújar.

Las **mesotibias** tienen una forma general mazuda, más o menos larga y esbelta según especies (Fig. 44 B 1). El borde interno puede variar, por lo general es liso, pero en algunas especies hay dientes, que siempre manifiestan dimorfismo sexual y están mucho más desarrollados en los machos: estos dientes pueden ser pequeños y numerosos, formando una especie de “peine” (*T. monastica* y *T. peregrina*) (Fig. 44 B 3), o grandes, con aspecto de espina o diente del margen posterior de la tibia (Fig. 44 B 2), a veces con denticúlos menores asociados (en *T. gomezi*, *T. hiekei*, *T. wrasei* y *T. fozcoensis*). En las hembras de estas especies se aprecia la misma configuración de denticúlos que en los machos, pero suavizada. En algunas especies hay un **pelo mesotibial** en la zona distal interna: una seta perpendicular al margen de la tibia, que destaca claramente del resto de setas. Puede ser de tamaño corto o medio y presente en ambos sexos (ej. *T. outerelei*), o larga, fina y suavemente curvada (Fig. 44 B 4), exclusiva de los machos. Este carácter dimórfico sólo se había descrito en *T. lunai* y *T. algarvensis* (SERRANO & AGUIAR, 2006a; ZABALLOS & PÉREZ-GONZÁLEZ, 2010a), pero aparece también en *T. sarria*, *T. carinata* y *T. paulinoi*.

Las **metatibias** son alargadas y, en algunas especies, esbeltas y finas (ej. *T. fancelloi*, Fig. 44 C 1). Por lo general son relativamente robustas y la zona distal externa se dilata en mayor o menor grado: en la mayor parte de las especies esta dilatación es moderada y

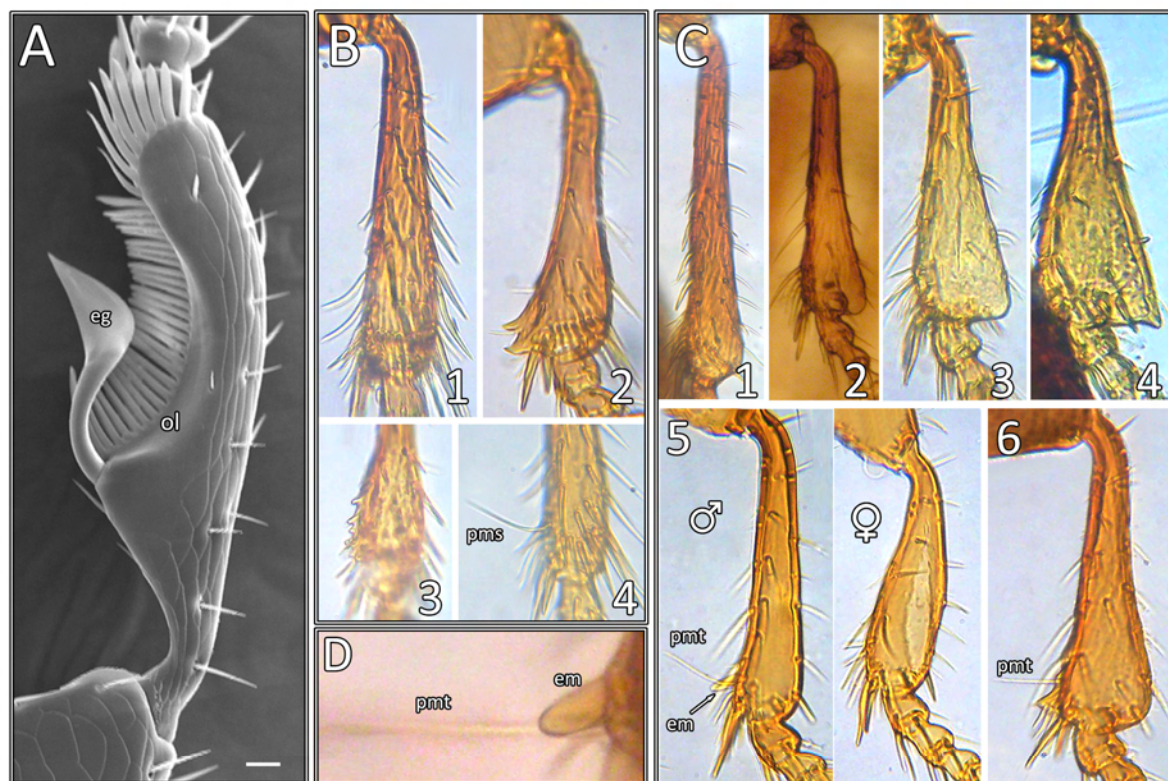


Fig. 44. Tibias en *Typhlocharis*. A.- Detalle de la protibia de *T. josabelae* (vista dorsal) mostrando el órgano limpiador antenal (SEM). Escala: 0, 01 mm. B.- Mesotibias: 1- aspecto general en la mayoría del género (*T. laurentii*, M. Ópt.), 2- mesotibia con denticúlos grandes en el margen distal interno (*T. hiekei*, M. Ópt.), 3- mesotibia con dientes pequeños y numerosos (*T. peregrina*, M. Ópt.), 4- pelo mesotibial largo (*T. sarria*, M. Ópt.). C.- Metatibias: 1- esbelta y fina (*T. fancelloi*, M. Ópt.), 2- parte distal ligeramente dilatada (*T. armata*, M. Ópt.), 3- parte distal muy dilatada, extremo romo (*T. singularis*, M. Ópt.), 4- parte distal muy dilatada, extremo rematado en diente (*T. crespai*, M. Ópt.), 5- extremo apenas dilatado, fuerte dimorfismo sexual: tibia del macho más larga, con pelo metatibial y espolón; tibia de la hembra corta y robusta, mazuda, sin pelo metatibial ni espolón (*T. belenae*, M. Ópt.), 6- parte distal dilatada, con denticúlos grandes en el margen interno (*T. gomezi*, M. Ópt.). D.- Detalle del conjunto “pelo metatibial + espolón” (*T. amara* sp.n., M. Ópt.). Abreviaturas: **eg**, espolón guía; **ol**, órgano limpiador antenal; **pms**, pelo mesotibial; **pmt**, pelo metatibial; **em**, espolón metatibial. Imagen A cortesía de C. Andújar.

acaba en un ángulo romo (ej. *T. armata*, Fig. 44 C 2), pero algunas exageran mucho este atributo, con metatibias muy dilatadas de extremo romo (ej. *T. singularis*, Fig. 44 C 3) o bien, rematadas por un pequeño diente en el extremo distal de la dilatación (*T. crespoy* y *T. acutangula*, Fig. 44 C 4). A veces, la dilatación distal va acompañada de dentículos grandes en el margen interno, similares a los que aparecen en las mesotibias (ej. *T. peregrina*, *T. gomezi*, *T. bivari*, Fig. 44 C 6). Otras especies (ej. *T. carpetana*, *T. belenae* Fig. 44 C 5) presentan metatibias con el extremo distal redondeado y apenas dilatado y tienen dimorfismo sexual en sus proporciones: las metatibias de las hembras son más cortas, mazudas y gruesas que en los machos.

En la zona distal interna de la metatibia hay una pequeña seta perpendicular, corta y poco conspicua, que en algunas especies se desarrolla como una seta muy destacada, el **pelo metatibial**. Estos pelos metatibiales, de longitud media o larga, son propios de los machos y en casi todos los casos están acompañados por una seta corta y gruesa, en forma de bala, que nunca se había descrito y para la que se propone el nombre de **espolón metatibial** (Fig. 44 C 5, D).

Tarsos (Modificado de ZABALLOS & PÉREZ-GONZÁLEZ, 2013c)

En la mayor parte del género los **tarsos** son pentámeros (formados por cinco tarsómeros, Fig. 45 A), pero en un conjunto de especies son tetrámeros (formados por cuatro tarsómeros, Fig. 45 B).

La tetramería de los tarsos se ha descrito en varios géneros de Anillini: *Pseudanillus* Bedel, 1986 (ZABALLOS & BANDA, 2000), *Stylulus* Schaufuss, 1882 (GIACHINO & SCIACKY, 2002), *Anillotarsus* Mateu, 1980 (MATEU, 1980), *Stylulites* Jeannel, 1963 (JEANNEL, 1963), dos especies de *Argiloborus* Jeannel, 1937 (JEANNEL, 1937) y tres especies de *Prioniomus* Jeannel, 1937 (GIACHINO & VAILATI, 2011, 2012).

JEANNEL, (1937) sugirió que la fusión de los tarsómeros distales es el origen de la condición tetrámera en Anillini. En *Typhlocharis* se aprecia que el tarsómero distal de las especies tetrámeras es tan largo como los tarsómeros 4º y 5º normales y retiene su misma quetotaxia (Fig. 45 B) pero la membrana articular ha desaparecido.

En *Prioniomus* se han descrito casos de “pseudotetramería” (PAVESI, 2010), donde los tarsómeros 4º y 5º están aparentemente fusionados pero aún se aprecia la membrana articular. Esta situación se ha documentado también en *Typhlocharis mixta*.

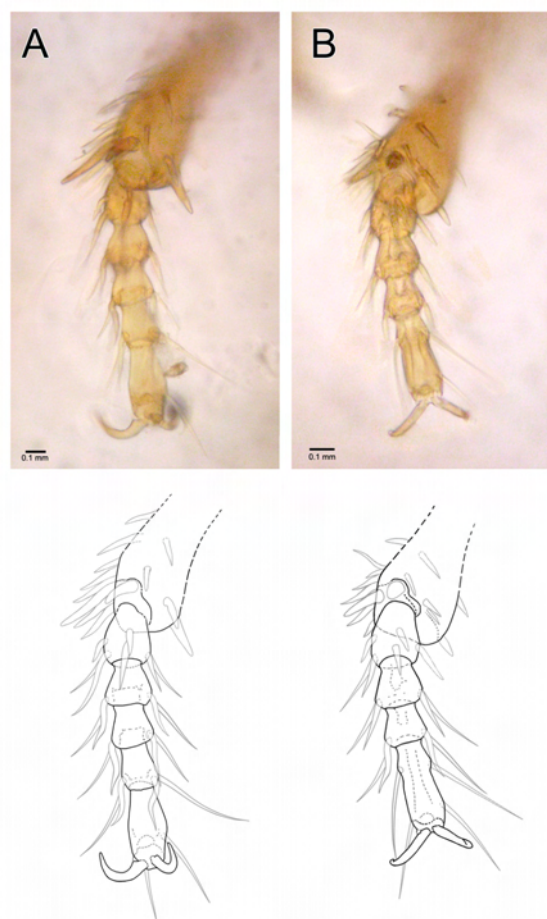


Fig. 45. Tarsos de *Typhlocharis*. (M. Óptico y diagramas) A.- Metatarso con cinco tarsómeros en *T. elenae* (condición pentámera). B.- Metatarso con cuatro tarsómeros en *T. baeturica* (condición tetrámera). Nótese el aspecto fusionado del tarsómero distal en *T. baeturica* y la presencia de setas en la zona media, equivalentes a la quetotaxia del cuarto tarsómero en los tarsos pentámeros. Modificado de ZABALLOS & PÉREZ-GONZÁLEZ, (2013c).

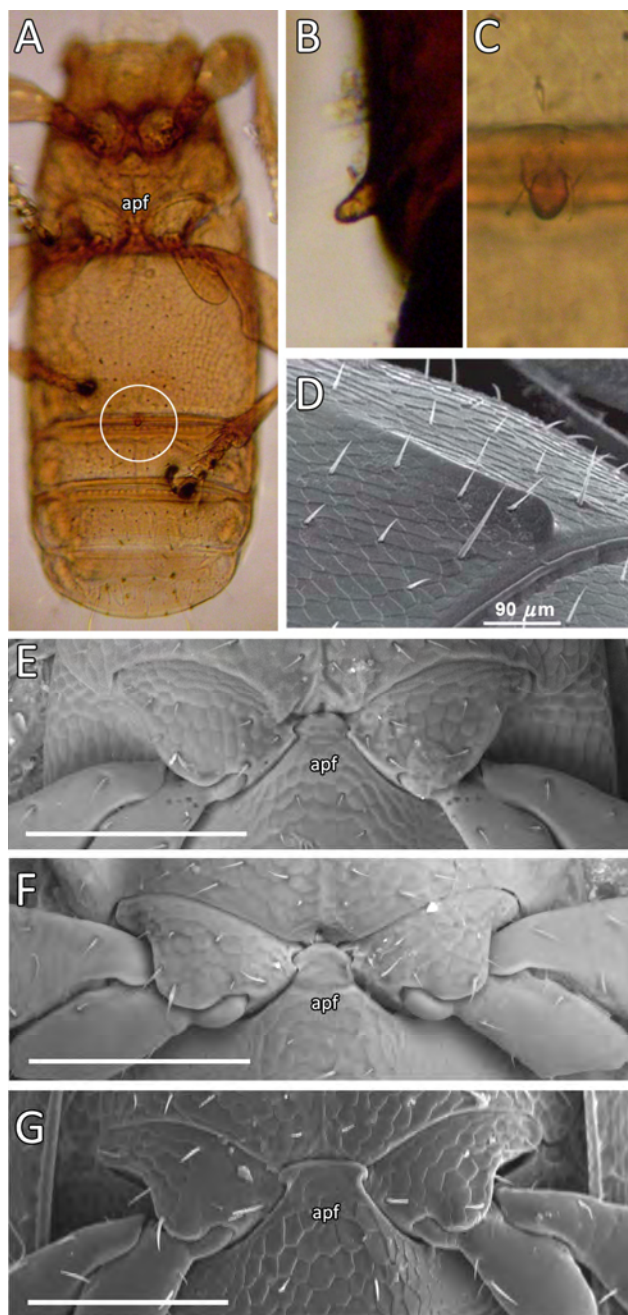


Fig. 46. Estructuras ventrales en *Typhlocharis*. A.- Vista general de la zona abdominal en una especie con tubérculo ventral (círculo blanco): *T. deferreri*, macho (M. Ópt.) B-C.- Detalle del tubérculo ventral en *T. deferreri*, B.- vista lateral, C.- vista ventral. Nótese las dos pequeñas setas en la base del tubérculo. D.- Carena ventral en *T. carinata* macho (SEM). E-G.- Variabilidad del espacio intermetacoxal en *Typhlocharis*. E-F.- espacio intermetacoxal estrecho: E.- *T. coenobita* **sp. n.** (SEM), F.- *T. amara* **sp. n.** (SEM). G.- Espacio intermetacoxal ancho (*T. josabelae*, SEM). Escala: 0,1 mm. Abreviaturas: **apf**, apósis intermetacoxal. Imagen D modificada de SERRANO & AGUIAR, (2006a), imagen G cortesía de C. Andújar.

Además, es notable que todas las especies tetrámeras de *Typhlocharis* estén entre las más pequeñas del género (entre 0,9 y 1,2 mm).

El extremo distal de cada tarso está rematado por dos **uñas** curvas, lisas y de sección cilíndrica o aplanada (*T. algarvensis*). Se ha observado muy poca variabilidad en este carácter y en la mayor parte de los casos (como uñas romas o más cortas de lo normal) las variaciones pueden asociarse a un desgaste natural. En una especie, *T. tetramera*, las uñas de los metatarsos presentan dimorfismo sexual: “en forma de gubia” (anchas, romas y aplanadas, con sección en D) en las hembras y de aspecto normal en los machos (ZABALLOS & PÉREZ-GONZÁLEZ, 2013c).

3.3.3. Abdomen

El abdomen se compone de cuatro segmentos visibles o **ventritos** (Fig. 46 A), resultado de la fusión de los segmentos abdominales originales (esternos). El primer ventrito es el más grande y resulta de la fusión de los esternos I y II, los ventritos segundo y tercero son cortos y corresponden a los esternos III y IV respectivamente y el último ventrito acaba con un margen redondeado y corresponde al esterno V. La zona dorsal es membranosa y blanda y está protegida por los élitros.

La microrreticulación de las piezas ventrales suele ser subhexagonal isodiametral, aunque en algunas especies o zonas concretas puede modificarse a un entramado romboidal (ej. en la zona media del primer ventrito).

Espacio intermetacoxal

La parte anterior del primer ventrito abdominal presenta una proyección media (**apósis intercoxal**) que contacta con el

metasterno y separa las metacoxas. Esta separación se ha denominado **espacio intermetacoxal** (ZABALLOS & PÉREZ-GONZÁLEZ, 2012) y su anchura varía entre las especies del género (Fig. 46 E-G), desde formas con un espacio muy estrecho (ej. *T. carpetana*, *T. quadridentata*) a formas con un espacio muy ancho (ej. *T. sanstchii*).

Tubérculos ventrales

El margen posterior del primer ventrito es liso y continuo, pero en algunas especies se desarrollan excrescencias cuticulares en la zona media, en forma de **tubérculo** (*T. monastica*, *T. peregrina*, *T. navarica*, *T. deferrerii*, *T. passosi* y *T. bivari*) o **carena** (*T. carinata*). Los tubérculos tienen forma de mamelón y suelen tener dos pequeñas setas en su base (Fig. 46 A-C). La carena no, y se desarrolla a lo largo de la segunda mitad del primer ventrito formando una cresta suave rematada en una prominencia (Fig. 46 D). Estas estructuras manifiestan dimorfismo sexual y no aparecen en las hembras.

Fosetas ventrales abdominales

Las **fosetas ventrales** abdominales son unas concavidades pares localizadas posterolateralmente en el primer ventrito (ZABALLOS, 1991; ZABALLOS & RUIZ-TAPIADOR, 1997), presentes en muchas especies del género. Generalmente son más profundas y definidas en las hembras que en los machos y sólo una especie, *T. matiasi*, tiene fosetas profundas igualmente desarrolladas en ambos sexos. La estructura de las fosetas y su grado de definición pueden agruparse en cinco categorías (Fig. 47):

- Fosetas ausentes (Fig. 47 A).
- Fosetas leves, poco profundas (Fig. 47 B).
- Fosetas profundas, bien desarrolladas, con una sola concavidad (Fig. 47 C).
- Fosetas profundas, bien desarrolladas, con una concavidad doble (Fig. 47 D).
- Fosetas profundas, bien desarrolladas, formadas por una concavidad doble con el margen anterior proyectado hacia atrás, formando un saliente sobre la concavidad (Fig. 47 E).

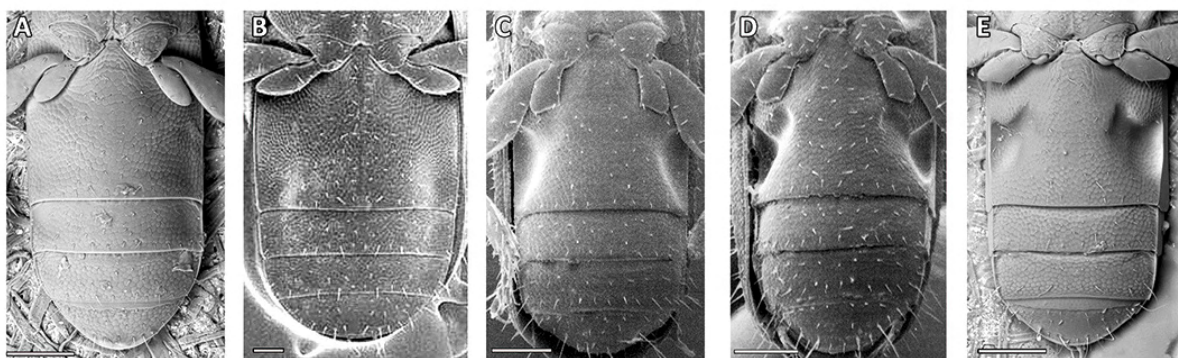


Fig. 47. Categorías de desarrollo de las fosetas ventrales en *Typhlocharis* (SEM). A- Ausentes (*T. coenobita* sp. n.). B.- Fosetas leves, poco profundas (*T. carinata*, modificado de SERRANO & AGUIAR, 2006a). C.- Fosetas profundas, una sola concavidad (*T. estrellae*, modificado de ZABALLOS & RUIZ-TAPIADOR, 1997). D.- Fosetas profundas, concavidad doble (*T. atienzai*, modificado de ZABALLOS & RUIZ-TAPIADOR, 1997). E.- Fosetas profundas, concavidad doble con el margen anterior proyectado sobre la concavidad (*T. amara* sp. n.).

Es notable que las fosetas más desarrolladas aparezcan en las especies con mayor grado de dimorfismo sexual del género, que afecta a otros caracteres como las proporciones de la cabeza, las mandíbulas o los metatrocánteres. Estos últimos son muy angulosos en estas especies, en vez de la forma redondeada y sin dimorfismo más común en el género (Fig. 47 C-E). De hecho, se ha propuesto que la presencia de fosetas profundas en las hembras esté correlacionada con esta configuración inusual de los metatrocánteres (ZABALLOS, 1983, 1986b, 1989b, 1991; ORTUÑO, 1988; ZABALLOS & FARINÓS, 1995; ZABALLOS & RUIZ-TAPIADOR, 1995, 1997; SERRANO & AGUIAR 2002), como mecanismo para facilitar la sujeción durante la cópula (ZABALLOS, 1991).

Los ventritos segundo y tercero también pueden presentar un par de pequeñas fosetas laterales en algunas especies, pero suelen ser leves y poco profundas (Fig. 47 B). Raramente (*T. tertia*), las fosetas del segundo ventrito son las más desarrolladas (PÉREZ-GONZÁLEZ & ZABALLOS, 2013a).

Último ventrito

El **último ventrito** del abdomen puede tener un margen posterior continuo (Fig. 48 A) o presentar un par de **muecas** laterales que interrumpen la continuidad del margen (Fig. 48 B). Estas muecas fueron definidas por ZABALLOS (1983) y se han descrito esporádicamente (ZABALLOS, 1986b), pero no ha sido un carácter que se haya estudiado de forma generalizada. Aparecen siempre en especies que comparten el pliegue apical (**raíl**) en la superficie interna de los élitros asociado al ápice de la 7ª estría. Las fotografías de SEM sugieren que ambas estructuras encajan y puedan servir como mecanismo “de cierre” del conjunto élitros+abdomen (Fig. 48 C).

El **cinturón abdominal** es una franja de microescultura diferenciada en la zona anterior del último ventrito que destaca entre la microescultura isodiametral o subhexagonal generalizada del abdomen. La microescultura de esta franja está formada por pequeñas escamas imbricadas, con margen liso o con pequeñas microtriquias dando al margen un aspecto irregularmente serrado (Fig. 49). Nombrada por ZABALLOS & BANDA (2001), se describió como una estructura afectada por dimorfismo sexual, en el que la presencia de escamas con margen liso o serrado correspondía a machos y hembras respectivamente. Sin embargo, SERRANO & AGUIAR (2014) revisaron este carácter en el género y demuestran con SEM que estas diferencias corresponden a la posición de la escama en el propio cinturón (serradas en la zona próxima a la articulación con el ventrito anterior, lisas cerca del margen distal) y que pueden tener que ver con la capacidad de invaginación/evaginación telescópica de los ventritos. En este trabajo se ha comprobado que ambos sexos presentan escamas serradas y lisas y no hay ningún tipo de dimorfismo sexual aparente. La variabilidad de esta estructura en el género se resume en:

- **Presencia de cinturón** (Fig. 49 A). Una línea divide dos zonas del ventrito.
 - o Cinturón con línea irregular o difusa, mal delimitado. Ej. *T. quadridentata*.
 - o Cinturón con línea definida, con escamas grandes y poco diferenciadas de la microescultura del ventrito. Caso de *T. fancelloi*.
 - o Cinturón con línea definida, con escamas pequeñas, bien diferenciadas de la microescultura del ventrito (Fig. 49 A). Es la morfología predominante en el género. El cinturón suele prolongarse hasta los laterales del ventrito, pero en algunas especies se desdibuja antes. Ej. *T. prima*.
- **Ausencia de cinturón** (Fig. 49 B). La microescultura del último ventrito no está diferenciada. No hay ninguna línea que divida zonas del ventrito. Ej. *T. carinata*.

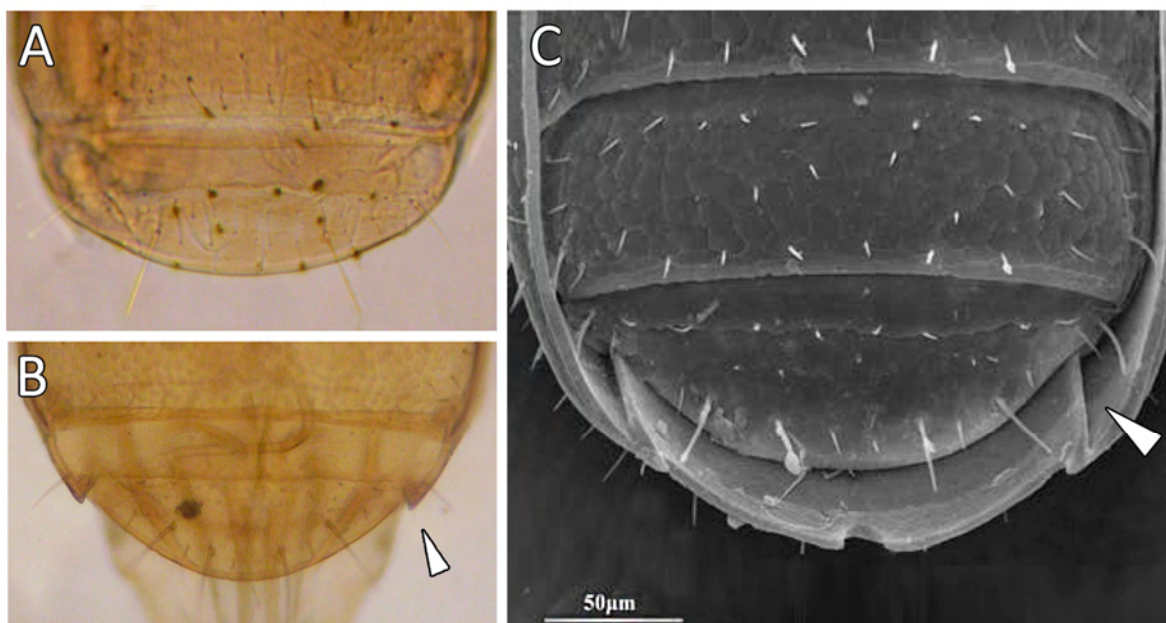


Fig. 48. Último ventrito de *Typhlocharis*. A- Margen posterior continuo (*T. deferreri*, M. Ópt.). B.- Margen posterior con un par de muescas laterales (flecha) (*T. elenae*, M. Ópt.). C.- Último ventrito de *T. crespoi*, articulado con los élitros y mostrando el mecanismo de enganche entre las muescas laterales del ventrito y el surco de los élitros (raíl). Se observa como ambas estructuras encajan perfectamente. Fotografía C modificada de SERRANO & AGUIAR (2014).

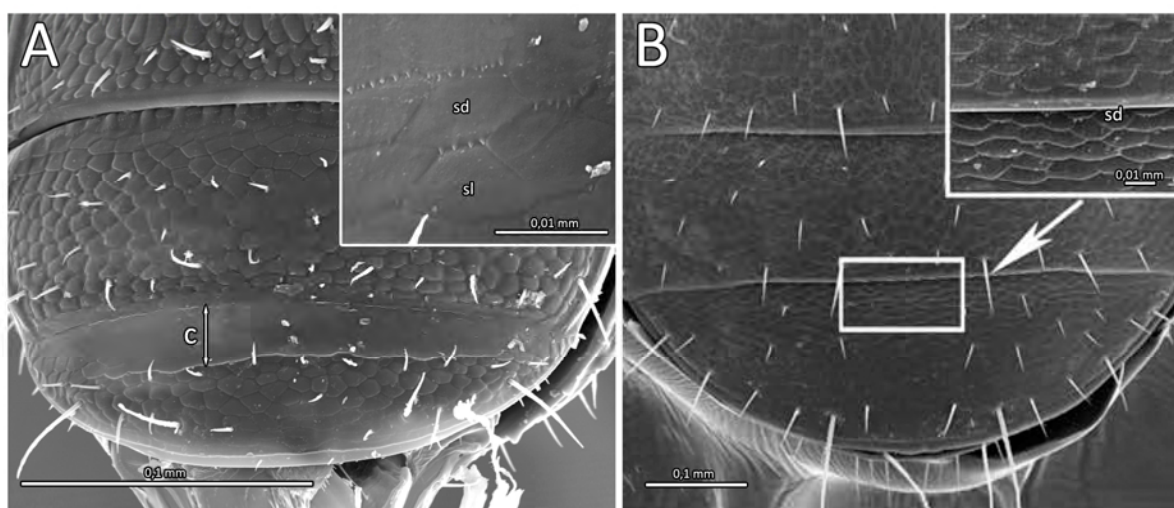


Fig. 49. Cinturón abdominal. A- *T. prima* (SEM), cinturón con línea posterior bien definida y escamas pequeñas, muy diferenciadas de la microescultura del ventrito. Detalle de las escamas, se aprecian microtriquias en el margen de algunas escamas. B.- *T. carinata* (SEM), ausencia de cinturón, la microescultura del ventrito no está diferenciada. Nótese como sólo las escamas cercanas a la articulación son serradas. Abreviaturas: **c**, cinturón; **sd**, escama dentada; **sl**, escama lisa. Fotografía B modificada de SERRANO & AGUIAR (2014).

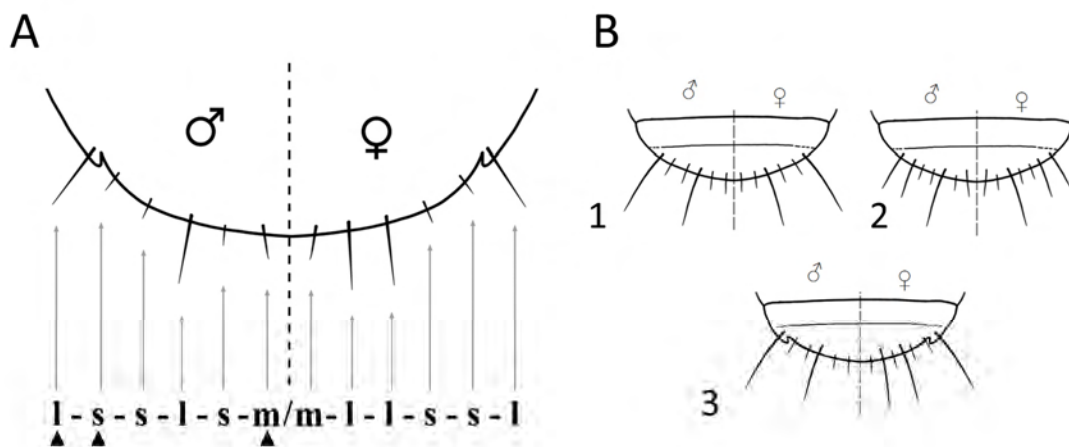


Fig. 50. Quetotaxia del último ventrito. A.- Fórmula propuesta para describir las hileras de setas en un ventrito idealizado. Los triángulos negros indican las setas tomadas como ejemplo para definir las categorías de longitud. Abreviaturas: **l**, seta larga, **m**, seta mediana, **s**, seta corta. Modificado de PÉREZ-GONZÁLEZ & ZABALLOS (2012). B.- Modelos de quetotaxia en el último ventrito de *Typhlocharis*. 1-2.-Sin dimorfismo sexual en las setas largas, 1.- un par lateral de setas largas (ej. *T. silvanoides*), 2.- dos pares laterales de setas largas o medianas (ej. *T. carinata*). 3.- Con dimorfismo sexual en las setas largas (ej. *T. farinosae*).

La presencia de microrreticulación con microtriquias (margen serrado) parece estar vinculada a zonas con roce por movilidad. En las especies sin cinturón ni microescultura diferenciada, la microescultura más cercana a la articulación del ventrito tiene márgenes serrados (Fig. 49 A). Esto también se ha observado en el segundo y tercer ventrito, donde no hay una estructura tipo cinturón propiamente dicho, pero aparecen también escamas con el margen serrado.

La **quetotaxia** del margen posterior del último ventrito se compone de una serie de setas cortas, medianas y largas que, en la mayoría de especies, manifiestan dimorfismo sexual. Para simplificar la descripción de los patrones de distribución de este conjunto de setas PÉREZ-GONZÁLEZ & ZABALLOS (2012) propusieron una nomenclatura aplicable a todo tipo de setas distribuidas en una hilera⁶, refinada por PÉREZ-GONZÁLEZ & ZABALLOS (2013c):

Se consideran setas largas (**l**) aquellas tan largas o más que el par más lateral del último ventrito (Fig. 50 A); setas cortas (**s**) aquellas tan cortas o más que el segundo y tercer par lateral (Fig. 50 A), siempre más cortas que la mitad de una seta larga; y setas medianas (**m**) aquellas de tamaño intermedio, alrededor de la mitad de una seta larga y que pueden diferenciarse claramente de otras setas largas o cortas de la misma hilera (Fig. 50 A).

Para expresar el dimorfismo sexual, se establece la siguiente fórmula: “quetotaxia en machos (de lateral a medial) / quetotaxia en hembras (de medial a lateral)”. Tomando como ejemplo el caso de la Fig. 50 A, la fórmula correspondiente se representaría como: **l-s-s-l-s-m/m-l-l-s-s-l**. Esto implica que la serie completa de los machos se compone de una seta larga, dos cortas, una larga, una corta, dos medianas, una corta, una larga, dos

⁶ Esta nomenclatura puede aplicarse a la quetotaxia del labro, del clípeo, de los márgenes anteriores del pronoto y del margen posterior del último ventrito, definiendo como (**l**) la seta más larga de cada hilera en cada caso. Las categorías (**l**), (**m**), (**s**), son relativas y no comparables en diferentes hileras (es decir, una seta “**l**” en el margen posterior del pronoto no tiene la misma longitud que una seta “**l**” en el clípeo). Esta nomenclatura no es aplicable a la hilera de setas paralela al margen anterior del prosterno (7-8 pares de setas de la misma longitud).

cortas y una larga (**l-s-s-l-s-m-m-s-l-s-s-l**). En las hembras, sería de una seta larga, dos cortas, dos largas, dos medianas, dos largas, dos cortas y una larga (**l-s-s-l-l-m-m-l-l-s-s-l**). En caso de variabilidad intraespecífica en el número de setas, aquellas setas que no aparecen en todos los individuos deben indicarse entre paréntesis: **l-(s)-s-s-l...** Si no hay dimorfismo la información dada equivale a la hilera completa en ambos sexos, pero la fórmula se seguirá expresando como “machos / hembras”.

Teniendo esto en cuenta, la diversidad de patrones en la quetotaxia del margen posterior del último ventrito puede agruparse atendiendo a la disposición de las setas largas. Las setas cortas tienen cierto grado de variabilidad y en algunas especies presentan dimorfismo sexual. Es frecuente que aparezca un par de setas extra o que una de las setas mediales sea algo más larga en un sexo que en otro. Los patrones generales se resumen en tres modelos (Fig. 50 B):

- Sin dimorfismo sexual en las setas largas, con un solo par lateral de setas largas (**l**) (Fig. 50 B 1). Su fórmula se generaliza como: **l-s-s-l-s-s/s-s-l-s-s-l**. Ej. *T. silvanoides*.
- Sin dimorfismo sexual en las setas largas, con dos pares laterales de setas largas o medianas (**l** ó **m**) (Fig. 50 B 2). Su fórmula se generaliza como: **m-m-s-s-l-s-m/m-s-l-s-s-m-m**. Ej. *T. carinata*.
- Con dimorfismo sexual en las setas largas. En los machos hay dos pares y en las hembras tres (Fig. 50 B 3). Su fórmula se generaliza como: **l-s-s-l-s-s/s-l-s-l-s-s-l**. Ej. *T. farinosae*.

El tercer modelo se corresponde con las especies que tienen la muesca lateral en el último ventrito.

3.3.4. Genitalia

Genitalia masculina

El aparato genital masculino está formado por el **edeago**, los **parámetros** y el **anillo apodemal**.

Edeago

Ilustrado por primera vez por JEANNEL (1937), el **edeago** de *Typhlocharis* ha sido siempre una de las estructuras mejor descritas en el género. La base (**bulbo basal**) es abierta, con dos láminas laterales subiguales; la parte central (**lóbulo medio**) es arqueada y se estrecha hacia la zona distal, el **ápice**, en el que se abre un orificio (**apertura apical**), que termina en una plataforma de desarrollo variable llamada **lámina** o **lamela apical** (Fig. 51 A). En vista dorsal, el edeago puede ser recto o estar arqueado o desviado hacia la derecha (en posición anatómica natural) (Fig. 51 B).

Además de varios casos excepcionales, las diferentes morfologías del edeago se pueden agrupar en cuatro modelos generales:

- Edeagos falciformes, con una transición abrupta y angulosa entre el bulbo basal y la base del lóbulo medio (Fig. 51 A 1). La base puede ser recta (ej. *T. diecki*) o suavemente curvada (ej. *T. quarta*). Es el modelo más extendido en el género.
- Edeagos falciformes muy curvados (Fig. 51 A 2), con una transición suave entre el bulbo basal y la base del lóbulo medio. La zona apical de este tipo de edeagos se curva hacia abajo. Ej. *T. bullaquensis*.

- Edeagos recurvados, con una transición suave entre el bulbo y la base del lóbulo medio, cuyo tercio distal está arqueado y la zona apical se curva de nuevo hacia adelante (Fig. 51 A 3,4). Esta morfología aparece con distinto grado de desarrollo, desde curvaturas suaves (ej. *T. santchsi*, Fig. 51 A3) hasta formas extremas (ej. *T. gomezi*, Fig. 51 A 4).
- Edeagos falciformes, robustos y suavemente arqueados, con una zona distal elevada en una o dos crestas laterales altas (Fig. 51 A 5). Ej. *T. carinata*.

Algunas especies (ej. *T. monastica*) tienen edeagos de aspecto intermedio entre el primer y segundo modelo (Fig. 51 A 6): robustos y altos, con la base del lóbulo medio curvada. *T. fancelloi* tiene un edeago único, con características del primer modelo, pero con el lóbulo medio muy alargado (Fig. 51 A 7). El edeago de *T. paulinoi* también es atípico (Fig. 51 A 8), con un bulbo basal acodado, casi en ángulo recto respecto al lóbulo medio y una zona apical con dos pequeñas crestas laterales.



Fig. 51. Edeago en *Typhlocharis*. A.- Vista lateral. 1- Forma típica: edeago falciforme, suavemente curvado (*T. quarta*, M. Ópt.); 2- edeago falciforme, muy curvado (*T. bullaquensis*, M. Ópt.); 3-4- edeagos recurvados: 3- curvatura suave (*T. santchsi*, M. Ópt.), 4- curvatura extrema (*T. gomezi*, M. Ópt.); 5- edeago falciforme, robusto y suavemente curvado, con crestas distales (flecha) (*T. lunai*, M. Ópt.); 6- edeago falciforme robusto y alto (*T. peregrina*, M. Ópt.); 7- edeago muy alargado (*T. fancelloi*, M. Ópt.); 8- edeago acodado, alto, con pequeñas crestas apicales (*T. paulinoi*, M. Ópt.). B.- Edeago en vista dorsal: 1- lóbulo medio recto (*T. monastica*, M. Ópt.), 2- lóbulo medio desviado (*T. monastica*, M. Ópt.). Abreviaturas: aa, apertura apical; ap, ápice del edeago; blb, bulbo basal; es, escleritos del endofalo; lm, lóbulo medio; pm, parámetros.

Atendiendo a la variada forma de la lamela apical, podemos distinguir los siguientes modelos:

- Lamela subtriangular, corta y con el extremo romo (Fig. 52 A) (ej. *T. prima*), bastante estrecha en algunas especies (ej. *T. monastica*). Es la forma más extendida.
- Lamela larga, con el extremo romo (Fig. 52 B). Puede ser más o menos paralela (ej. *T. toletana* Fig. 52 B 1) o subtriangular (ej. *T. elenae* Fig. 52 B 2), en algunas especies es muy estrecha (ej. *T. aff. belenae*).
- Lamela espatulada, ancha y redondeada (Fig. 52 C). Puede ser corta, ladeada y acompañada de una cresta lateral (ej. *T. carinata*, Fig. 52 C 1) o larga, recta y roma (ej. *T. gomezi* Fig. 52 C 2). En *T. hiekei* el ápice es del último tipo, pero presenta una prolongación acuminada y ganchuda en la parte media (Fig. 52 C 3).
- Lamela sinuosa (Fig. 52 D). Exclusiva de *T. atienzai*.
- Lamela redondeada, estrangulada en la base y con dos crestas laterales (Fig. 52 E). Exclusivo de *T. paulinoi*.

El interior del edeago (**endofalo**) consta de una serie de estructuras membranosas y piezas esclerotizadas (**escleritos del endofalo**) protrusibles que se despliegan durante la cópula. Estos escleritos tienen formas irregulares y varían de una especie a otra, pero es posible reconocer una serie de patrones que se repiten⁷:

- Espinas gruesas, más o menos triangulares (Fig. 53 1), con la parte gruesa apuntando hacia la zona apical. Ej. *T. carinata*.
- Varillas largas y delgadas, más o menos rectas (Fig. 53 2). Ej. *T. armata*.
- Complejos de varillas cortas e irregulares, formando dibujos en “M”, “Z” o similar (Fig. 53 3). Ej. *T. peregrina*.
- Piezas en forma de “τ” o “V” (Fig. 53 4). Ej. *T. gomezi*.
- Varillas gruesas, ramificadas y con una prolongación lateral curvada (Fig. 53 5). Típico de las especies del **grupo baetica**, por ej. *T. secunda*.
- Piezas en forma de “sillín de bicicleta” (Fig. 53 6), con una zona posterior dilatada y una proyección anterior fina. Esta configuración tiene algunas variantes: la

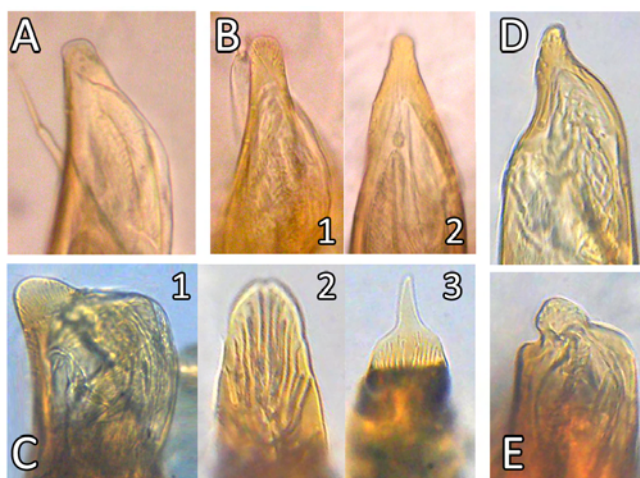


Fig. 52. Ápice del edeago. Variabilidad en la forma de la lamela apical. A.- Lamela subtriangular, corta y roma (*T. prima*, M. Ópt.). B.- Lamelas largas: 1- paralela (*T. josabelae*, M. Ópt.), 2- subtriangular (*T. elenae*, M. Ópt.). C.- Lamelas anchas: 1- corta y ladeada (*T. carinata*, M. Ópt.), 2- larga, recta y roma (*T. gomezi*, M. Ópt.), 3- con una proyección fina (*T. hiekei*, M. Ópt.). D.- Lamela sinuosa (*T. atienzai*, M. Ópt.). E.- Lamela redondeada, estrangulada en la base (*T. paulinoi*, M. Ópt.).

⁷ Observados por transparencia en el interior del edeago, en posición de reposo, no evaginados.

proyección anterior puede faltar o ser muy corta (ej. *T. belenae*), moderadamente alargada y recta (ej. *T. carmenae*) o sinuosa (ej. *T. estrellae*), o muy desarrollada (ej. *T. portilloi*).

- Escleritos difusos, en forma de pequeñas escamas dispersas y poco esclerotizadas (Fig. 53 7). Único de *T. pacensis*.

Parámetros

Los parámetros se encuentran a ambos lados de la base del edeago. Son dos piezas que contribuyen a mantener la posición correcta del edeago durante la cópula. Ambos parámetros terminan con un extremo distal más o menos tubular, rematado por dos setas distales (Fig. 54 A).

El **parámetro derecho** se ensancha en la zona proximal y generalmente tiene una forma subtriangular (ej. *T. silvanoides*). El extremo distal puede tener un suave estrechamiento en la zona distal (ej. *T. peregrina*, Fig. 54 B 1), ser corto y robusto (ej. *T. tertia*, Fig. 54 B 2) o muy alargado (ej. *T. santschii*, Fig. 54 B 3).

El **parámetro izquierdo** es más pequeño y delgado que el parámetro derecho y tiene mayor variabilidad morfológica: predomina la forma subtriangular (ej. *T. silvanoides*) pero puede tener un suave estrechamiento en el extremo (ej. *T. peregrina*, Fig. 54 C 1); ser corto y robusto (ej. *T. tertia*, Fig. 54 C 2); ser muy largo y delgado, recto (ej. *T. santschii*, Fig. 54 C 3) o curvado (ej. *T. bazi*, Fig. 54 C 4) o ser largo y de aspecto hialino, dilatado distalmente (ej. *T. toletana*, Fig. 54 C 5).

Las setas distales pueden ser cortas, largas o asimétricas (Fig. 54 D). En un grupo reducido de especies (ej. *T. algarvensis*) aparece una configuración muy característica: la seta inferior tiene forma de sable y es mucho más larga que la superior (Fig. 54 D 4).

Esclerito anular

El **esclerito anular** es una pieza que rodea el complejo genital masculino. Según algunos autores corresponde al IX esterno abdominal (e.g. MAGRINI, 2014), pero DEUVE (1988) lo interpreta como resultado de la fusión de antecostas del lateroterguito IX. Se sabe que este carácter tiene variabilidad intragenérica en otros Anillini (e. g. SOKOLOV & KAVANAUGH, 2014), aunque nunca se había valorado antes en *Typhlocharis* y sólo se había descrito en *T. josabetae* ("anillo apodemal" en ORTUÑO & GILGADO, 2011).

Presenta una gran diversidad morfológica (Fig. 55) y en la mayoría de las especies el borde superior se prolonga en una expansión de forma variable: puede estar bien diferenciada; o integrada en el cuerpo del anillo.

En el primer caso, la expansión puede ser subtriangular, acabada en una punta roma, algo ladeada (Fig. 55, modelo 1); en forma de lengüeta o subrectangular (Fig. 55, modelos 2-4); estrecha y alargada, con extremo romo (Fig. 55, modelos 5 y 6); o tener forma espatulada, acabando en una suave dilatación redondeada (Fig. 55, modelos 7-9).

En el segundo caso, la expansión puede ser ancha (Fig. 55, modelos 10-13) o estrecha (Fig. 55, modelos 14 y 15), o formar un pequeño triángulo (Fig. 55, modelos 16 y 17).

En algunas especies el borde superior no está proyectado o se proyecta muy poco, con ápices muy anchos y redondeados (Fig. 55, modelos 18-20). Es frecuente que el margen superior esté curvado hacia atrás formando una especie de solapa.

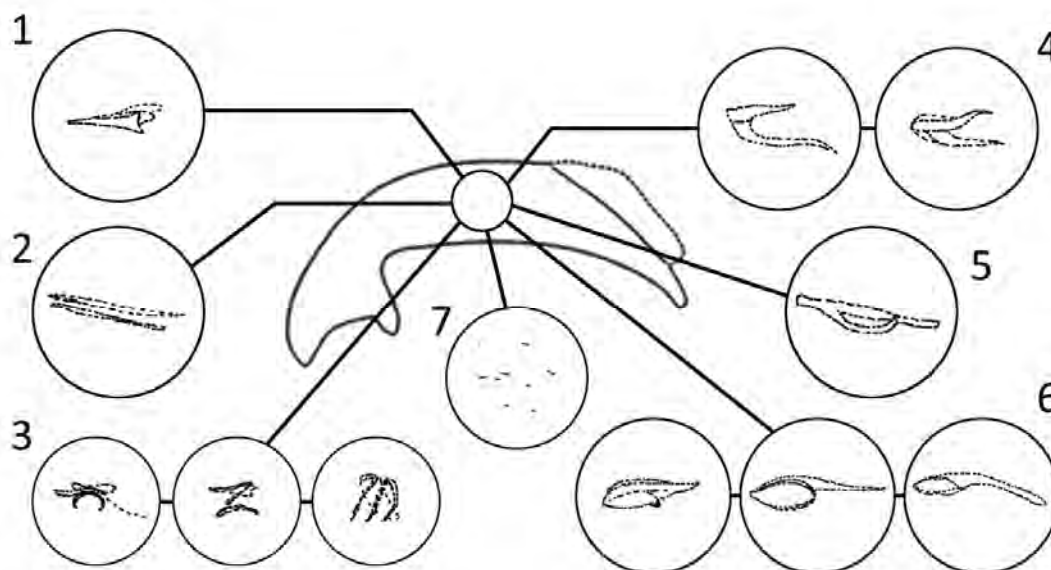


Fig. 53. Variabilidad en los escleritos del endofalo de *Typhlocharis*: 1- espinas gruesas subtriangulares; 2- varillas largas y delgadas; 3- complejos de varillas cortas e irregulares; 4- piezas en forma de “τ” o “V”; 5- varillas gruesas y ramificadas, con prolongación lateral curvada; 6- piezas en forma de “sillón de bicicleta”, con una proyección anterior variable; 7- escleritos difusos.

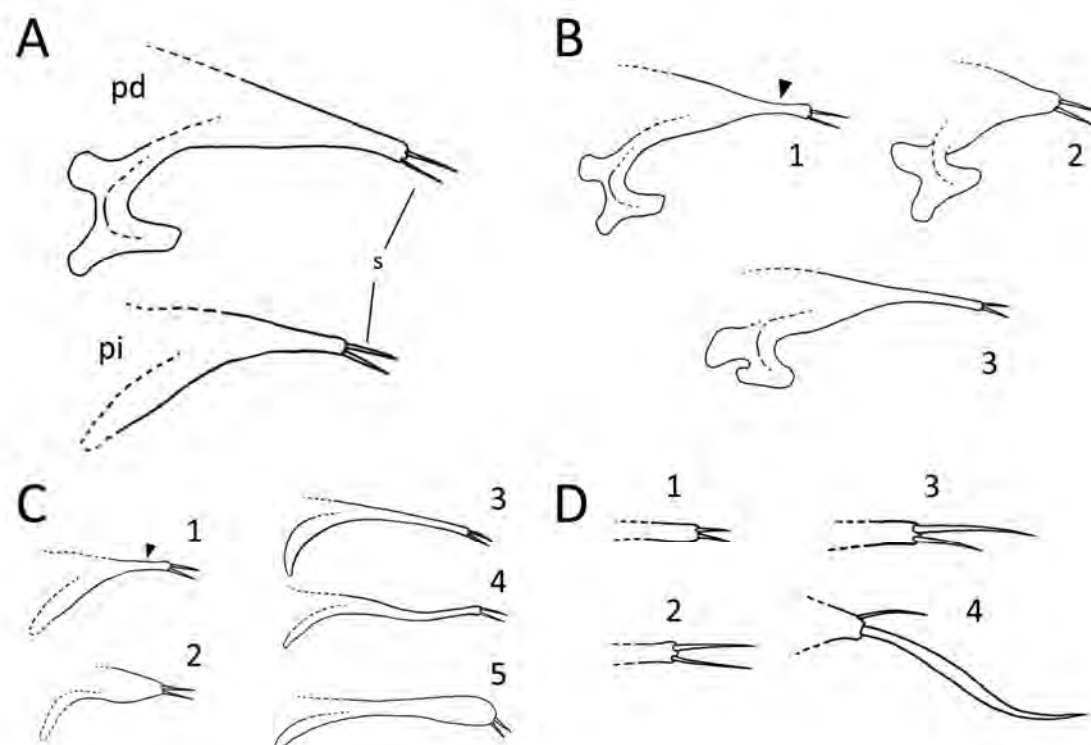


Fig. 54. Parámetros. A.- Morfología general en la mayoría de las especies. B.- Variabilidad en el parámetro derecho: 1- con estrechamiento distal (flecha), 2- corto y robusto, 3- alargado. C.- Variabilidad en el parámetro izquierdo: 1- con estrechamiento distal (flecha), 2, corto y robusto, 3- largo y delgado, recto, 4- largo y delgado, curvado o sinuoso, 5- largo y dilatado distalmente, aspecto hialino. D.- Variabilidad en las setas disciales: 1- setas simétricas, cortas, 2- setas simétricas, largas, 3- setas asimétricas, 4- setas muy asimétricas, la seta inferior tiene forma de sable. Abreviaturas: **pi**, parámetro izquierdo; **pd**, parámetro derecho; **s**, setas distales.

Genitalia femenina

A diferencia de la genitalia masculina el complejo genital de las hembras no se mencionó hasta que VIGNA-TAGLIANTI (1972) describió la morfología tubular de los gonocoxitos, lo que ha tenido una gran repercusión en el estudio del género. Se distinguen las siguientes estructuras: los gonocoxitos, los gonosubcoxitos, el complejo espermatecal y el terguito VIII. Algunas partes de la genitalia interna de los carábidos (vagina, *bursa copulatrix* y oviductos) son membranosas, prácticamente transparentes y de muy difícil apreciación en *Typhlocharis*, por lo que no se describen en este trabajo.

Los **gonocoxitos** (a veces llamados “estilos” o “gonapófisis”) articulan con los **gonosubcoxitos** (a veces llamados “coxas”) formando dos estructuras pares (con gonocoxito + gonosubcoxito cada una) más o menos paralelas (Fig. 56 A). Según su forma, se distinguen dos grandes modelos de gonocoxito, unguiforme y tubular.

Los **gonocoxitos unguiformes** son curvados y están bien esclerotizados. Presentan una seta en el margen lateral y dos setas distales alojadas en una suave concavidad: una larga acompañada de una seta corta y fina. La superficie del gonocoxito tiene algunos poros, pequeños y dispersos. Este tipo de gonocoxito no es frecuentes en el género (se da en cuatro especies) y se pueden reconocer tres morfologías:

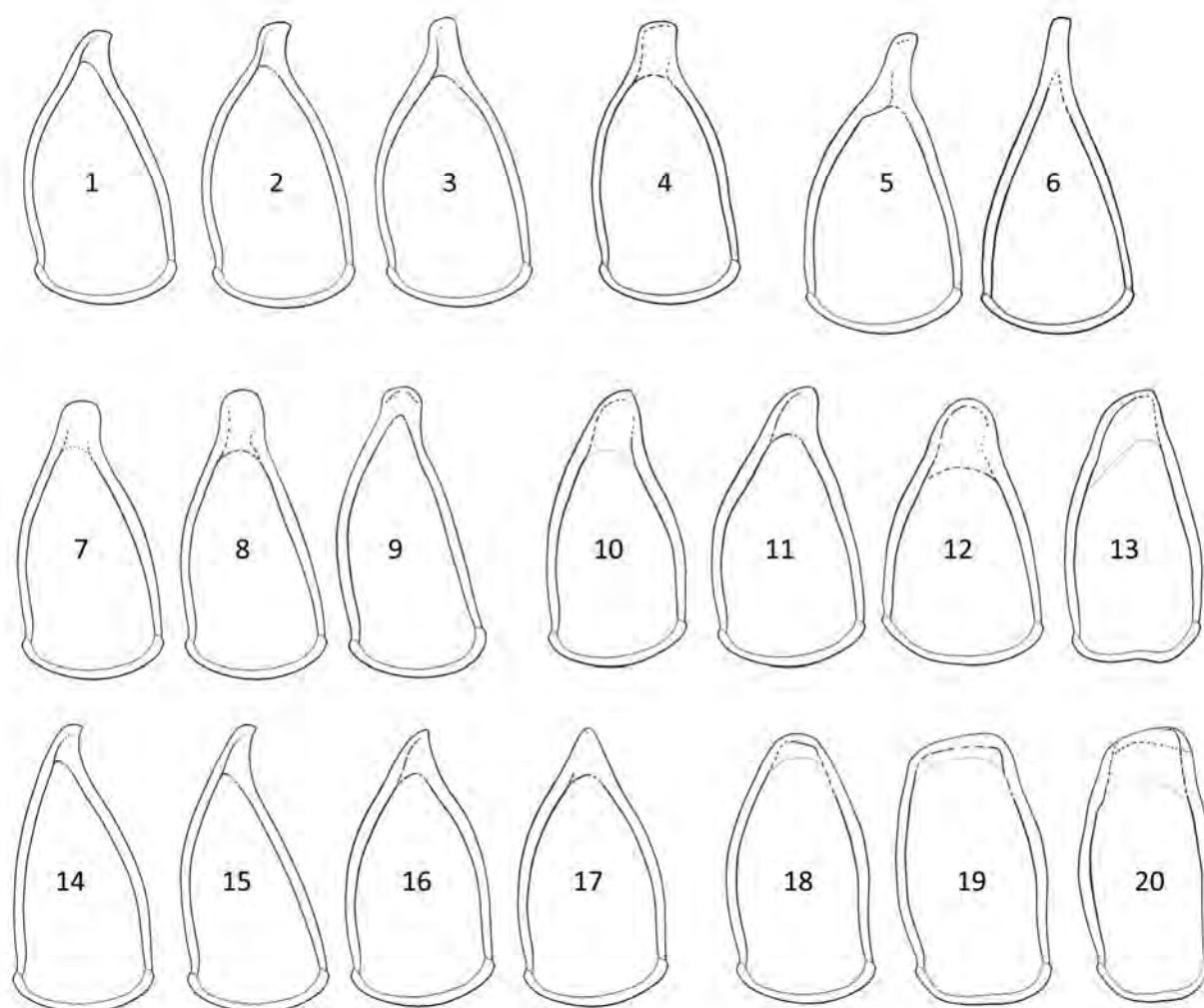
- Fuertemente unguiforme, muy curvado, con setas laterales gruesas (*T. monastica*, Fig. 56 B 1).
- Fuertemente unguiforme, con setas laterales finas (*T. peregrina*, Fig. 56 B 2).
- Unguiforme, con setas laterales finas (*T. toletana* y *T. josabelae* Fig. 56 B 3). En *T. josabelae* se ha observado variación intraespecífica en el extremo del gonocoxito: en algunos ejemplares acaba en punta, en otros el extremo es muy romo, como si estuviera desgastado (Fig. 56 B 3).

Los **gonocoxitos tubulares** están poco esclerotizados, son alargados y subcilíndricos y acaban en un extremo distal truncado. En el extremo hay dos setas distales: una larga y una corta y fina, que a menudo se aprecian como una sola seta ya que están parcialmente unidas (ZABALLOS, 2005). Hay poros dispersos en la superficie del gonocoxito y algunas especies tienen una o dos setas laterales (raramente tres), que pueden situarse en la zona media (apuntando hacia la cara medial o hacia la cara lateral) o en la región distal del gonocoxito (apuntando hacia la cara medial). Se distinguen dos morfologías:

- Tubulares largos: esbeltos y finos (ej. *T. furnayulensis*, Fig. 56 B 8). La longitud del gonocoxito supera por más de diez veces su anchura en la zona media. En algunas especies son especialmente largos y arqueados (ej. *T. algarvensis*, Fig. 56 B 9). La mayoría de especies con este tipo de gonocoxitos no tienen setas laterales⁸, pero algunas si (ej. *T. elenae*, Fig. 56 B 7).
- Tubulares cortos: robustos (ej. *T. crespoides*, Fig. 56 B 6). La longitud del gonocoxito es menor de diez veces su anchura en la zona media. Generalmente con setas laterales.

Según ZABALLOS & WRASE (1998), se asume que el modelo unguiforme es plesiomórfico, ya que los gonocoxitos unguiformes y muy esclerotizados son el modelo generalizado en Anillini (aparte de *Typhlocharis*, *Anillotarsus tetramerus* Mateu, 1980 es la única especie con gonocoxitos tubulares y poco esclerotizados).

⁸ Es significativo que en el modelo tubular largo, sin setas laterales, haya uno o más poros pequeños en una posición equivalente a la de la seta. El elevado número de ejemplares observado desestima la posibilidad de que esos poros correspondan a setas perdidas durante la manipulación.



1. *T. silvanoides*, *T. armata*, *T. besucheti*, *T. singularis*, *T. bazi*, *T. crespai*, *T. martini*, *T. quarta*, *T. acutangula*, *T. mixta*.
2. ***T. baetica***, *T. pacensis*, *T. laurentii*.
3. *T. millenaria*, *T. furnayulensis*, *T. matiasi*, *T. prima*, ***T. secunda***.
4. ***T. navarica***.
5. *T. algarvensis*, ***T. sarria***, *T. paulinoi*.
6. ***T. carinata***, *T. lunai*.
7. ***T. quadridentata***.
8. ***T. gomesalvesi***.
9. ***T. coenobita* sp. n.**
10. ***T. zaballosi***.

11. *T. peregrina*, *T. deferreri*, *T. tertia*, *T. baeturica*, ***T. daemoniaca* sp. n.**
12. *T. diecki*, *T. santschii*, ***T. tetramera***.
13. ***T. elenae***.
14. *T. belenae*, *T. estrellae*, ***T. amara* sp. n.**
15. ***T. portilloi***, *T. atienzai*.
16. *T. intermedia*, *T. carpetana*, ***T. jeannei***, *T. carmenae*, *T. bullaquensis*, *T. scrofa*.
17. *T. outereloi*, ***T. monastica***.
18. *T. wrasei*, ***T. hiekei***, *T. passosi*, *T. bivari*.
19. ***T. toribioi***, *T. farinosae*.
20. *T. toletana*, ***T. josabelae***.

Sin datos: *T. gomezi*, *T. fancelloi*, *T. aguirrei*, *T. gonzaloi*, *T. fozcoaensis*, *T. rochapiteai*.

Fig. 55. Morfología del esclerito anular en *Typhlocharis* y listado de las especies que presentan cada modelo. 1-9- Borde superior proyectado, diferenciado del cuerpo del anillo: 1- subtriangular romo y ladeado, 2-4- en forma de lengüeta, 5-6- estrecho y alargado, 7-9- espatulado, suavemente redondeado. 10-17- Borde superior proyectado, integrado en el cuerpo del anillo: 10-13- ancho, 14-15- estrecho, 16-17- expansión pequeña y triangular. 18-20- Borde superior no proyectado. En negrita, la especie ilustrada.

Hay tres especies que tienen gonocoxitos intermedios entre ambos modelos. En *T. quadridentata* pueden considerarse afines al modelo unguiforme, pero son más esbeltos y la zona distal es acodada, doblándose abruptamente en ángulo en vez de curvarse suavemente (Fig. 56 B 4). Tienen una seta lateral muy pequeña en la zona distal, que apunta hacia la zona media, en contraste con las otras especies de gonocoxitos unguiformes. *T. scrofa* y *T. tetramera* tienen gonocoxitos cortos y mazudos (Fig. 56 B 5). Estas especies cubren el gradiente morfológico de la hipotética transición desde formas unguiformes a formas tubulares propuesta por ZABALLOS & WRASE (1998), y refuerzan la idea de una transición gradual.

Los **gonosubcoxitos** son aplanados y se distingue una gran variedad de formas según su margen superior:

- Margen romo, redondeado. Gonosubcoxitos más o menos ovoides (Fig. 56 C 1). Ej. *T. silvanoides*.
- Margen agudo y apuntado. Gonosubcoxitos subtriangulares y estrechos (Fig. 56 C 2). Ej. *T. elenae*.
- Margen recurvado o ganchudo. Gonosubcoxitos más o menos cuadrangulares (Fig. 56 C 3). Ej. *T. toletana*.
- Margen “abierto”, poco esclerotizado y apenas visible (Fig. 56 C 4). Ej. *T. scrofa*.
- Margen con una proyección vermiforme, fina y esclerotizada. Gonosubcoxitos más o menos ovoides o en forma de lágrima (Fig. 56 C 5). Ej. *T. bazi*.
- Margen agudo, prolongado en una extensión acodada y poco esclerotizada (Fig. 56 C 6). Ej. *T. wrasei*. Esta prolongación puede ser difícil de apreciar y es fácil confundirlos con el segundo tipo.

Rodeando al conjunto de gonocoxitos y gonosubcoxitos están los **lateroterguitos**, que en *Typhlocharis* son siempre muy hialinos y de difícil apreciación (Fig. 56 A). Se ha observado que el extremo distal del lateroterguito puede ser glabro o presentar una orla de setas finas.

El **complejo espermatecal** está formado por el conducto espermatecal, la espermateca y la glándula espermatecal (Fig. 56 A). El **conducto espermatecal** es un conducto de longitud variable en las distintas especies: puede ser corto (ej. *T. peregrina*), mediano (ej. *T. santschii*), largo (ej. *T. carpetana*) o muy largo (ej. *T. elenae*). Habitualmente se diferencia en dos tramos de distinto grosor: un tramo proximal fino, que ocupa la mayor parte de la longitud del conducto, y un tramo distal grueso, cerca de la espermateca. En muchas especies la diferencia entre ambas zonas es muy neta (ej. *T. silvanoides*), pero no siempre es así y la diferencia de grosor puede ser gradual (ej. *T. navarica*). En unas pocas especies (ej. *T. atienzai*, *T. portilloi*) el conducto es corto, grueso en toda su longitud y con un tramo medio plegado de forma característica.

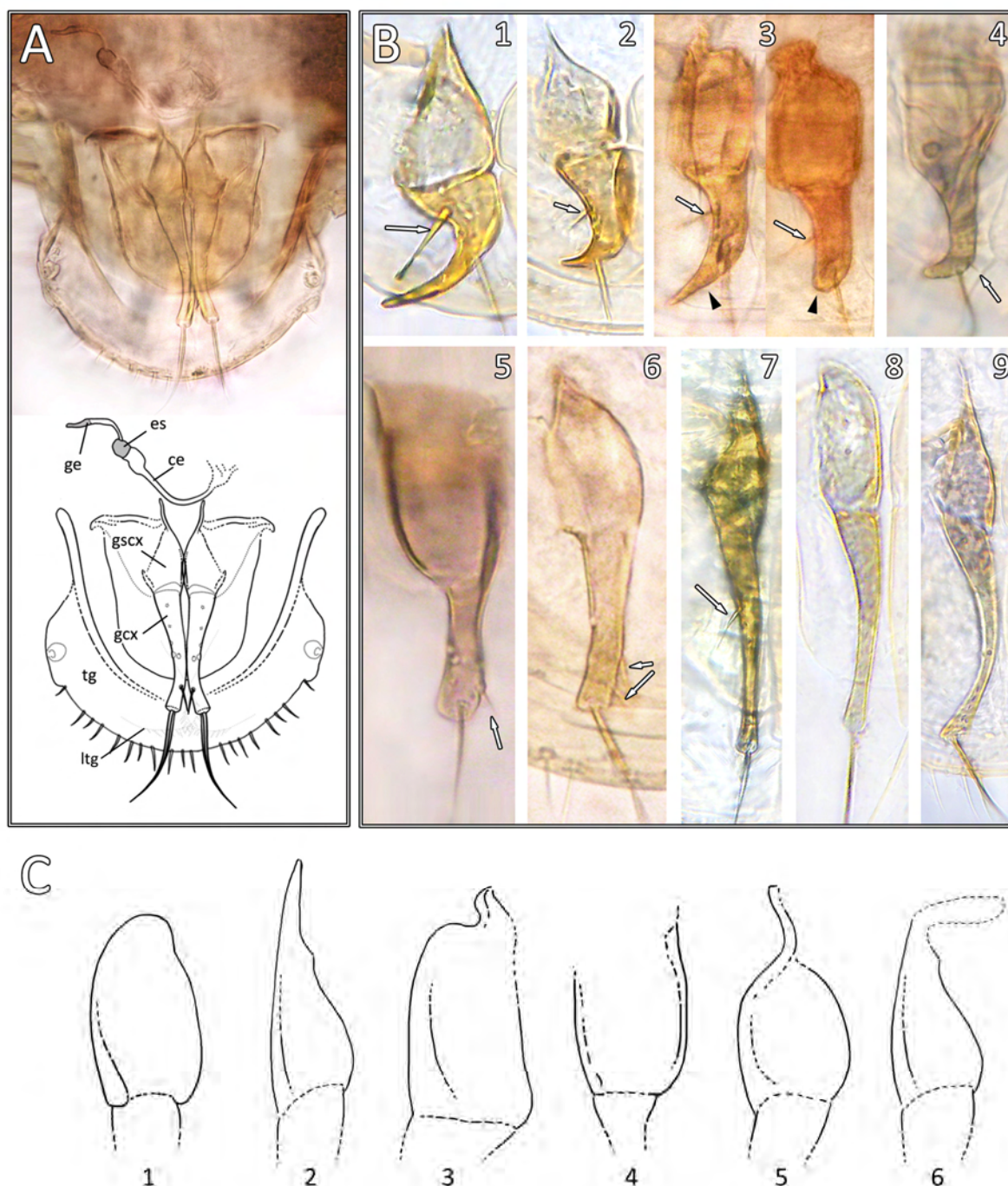


Fig. 56. Genitalia femenina de *Typhlocharis*. A.- Vista general del complejo genital, fotografía (*T. bazi*, M. Ópt.) y diagrama rotulado. B.- Diversidad morfológica de los gonocoxitos (M. Ópt.): 1-3- Gonocoxitos unguiformes: 1- *T. monastica*, fuertemente unguiforme, seta lateral gruesa (flecha blanca); 2- *T. peregrina*, fuertemente unguiforme, seta lateral fina (flecha blanca); 3- *T. josabelae*, unguiforme, seta lateral fina (flecha blanca), con variabilidad en el extremo distal (flecha negra), apuntado o romo; 4-5- formas intermedias: 4- *T. quadridentata*, unguiforme esbelto, extremo acodado, con seta laterodistal muy pequeña (flecha blanca); 5- *T. scrofa*, mazudo, seta lateral fina en la zona distal (flecha blanca); 6-9- gonocoxitos tubulares: 6- *T. crespoi*, tubular corto, dos setas laterales finas en la zona distal (flecha blanca), 7- *T. elenae*, tubular largo, seta lateral fina en la zona media (flecha blanca); 8- *T. furnayulensis*, tubular largo, sin seta lateral; 9- *T. algarvensis*, tubular largo y arqueado, sin seta lateral. C.- Diversidad de los gonosubcoxitos, según su margen superior: 1- romo y redondeado; 2- agudo y apuntado; 3- recurvado o ganchudo; 4- abierto; 5- con una proyección vermiforme; 6- acodado. Abreviaturas: **ce**, conducto espermatecal; **es**, espermatea; **ge**, glándula espermatecal; **gcx**, gonocoxito; **gscx**, gonosubcoxito; **ltg**, lateroterguito; **tg**, terguito VIII.

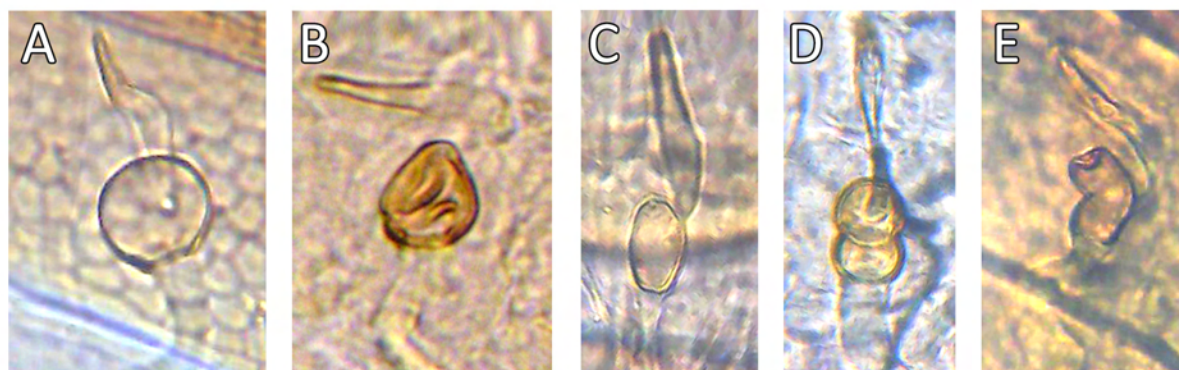


Fig. 57. Tipos de espermateca en *Typhlocharis* (M. Ópt.). A.- Esférica (*T. hiekei*). B.- Subesférica irregular (*T. silvanoides*). C.- Ovoide (*T. laurentii*). D.- En forma de “cacahuete” o “reloj de arena” (*T. fancelloi*). E.- Subcilíndrica (*T. atienzai*).

La **espermateca** es un carácter taxonómico importante, muy utilizado en las descripciones de Anillini (e.g. ZABALLOS, 2005; GIACHINO, 2015, GIACHINO & VAILATI, 2011; ORTUÑO & SENDRA, 2011; SOKOLOV, 2013, 2015; SOKOLOV & CARLTON, 2012; SOKOLOV & KAVANAUGH, 2014). Se encuentra al final del conducto espermatecal y se observa como una estructura esclerotizada de forma variada. Puede ser:

- Esférica (Fig. 57 A). Generalmente este tipo de espermatecas son globosas y turgentes, de tamaño relativamente grande. Ej. *T. hiekei*.
- Subesférica, irregular, con aspecto de “guisante seco” (Fig. 57 B). Esta forma es muy habitual en el género. Ej. *T. silvanoides*.
- Ovoide (Fig. 57 C). Ej. *T. laurentii*, *T. diecki*.
- Irregular, en forma de “reloj de arena” o “de cacahuete” (Fig. 57 D). Ej. *T. fancelloi*.
- Subcilíndrica (Fig. 57 E). Esta forma es bastante versátil y está extendida en muchas especies (ej. *T. atienzai*). Habitualmente presenta un pliegue en la zona media que le da un aspecto reniforme. A veces es muy corta y achatada (*T. carmenae*) o muy alargada (*T. cf. crespoides*).

La **glándula espermatecal** se inserta lateralmente en la espermateca y consta de una parte proximal membranosa y una parte distal esclerotizada (Figs. 56 A; 57). Hay poca variabilidad en esta estructura, más allá de ligeras diferencias en sus proporciones: puede ser más corta o más larga o tener un aspecto más tubular o más cónico. En algunas especies (Ej. *T. millenaria*, *T. furnayulensis*, *T. carinata*) es muy larga en proporción al tamaño de la espermateca.

El **terguito VIII** se sitúa dorsalmente cubriendo la parte distal de la genitalia. Es una pieza más o menos semicircular, con un par de orificios o espiráculos laterales y dos prolongaciones laterales (**apófisis laterales** o apodemas *sensu* MARQUES DOS SANTOS, 2012) fuertemente esclerotizadas. El margen posterior está orlado con setas finas y generalmente es liso y suavemente curvado (Fig. 58 A 1). En algunas especies la zona media del margen posterior se proyecta ligeramente (ej. *T. elenae*, *T. hiekei*) y en *T. wrasei* además, tiene una crenulación característica (Fig. 58 A 2-3). Las apófisis laterales son muy variables en grosor y longitud entre las diferentes especies, habiendo diferentes tipos:

- Apófisis cortas, con el extremo superior fino (Fig. 58 B 1). Ej. *T. scrofa*.

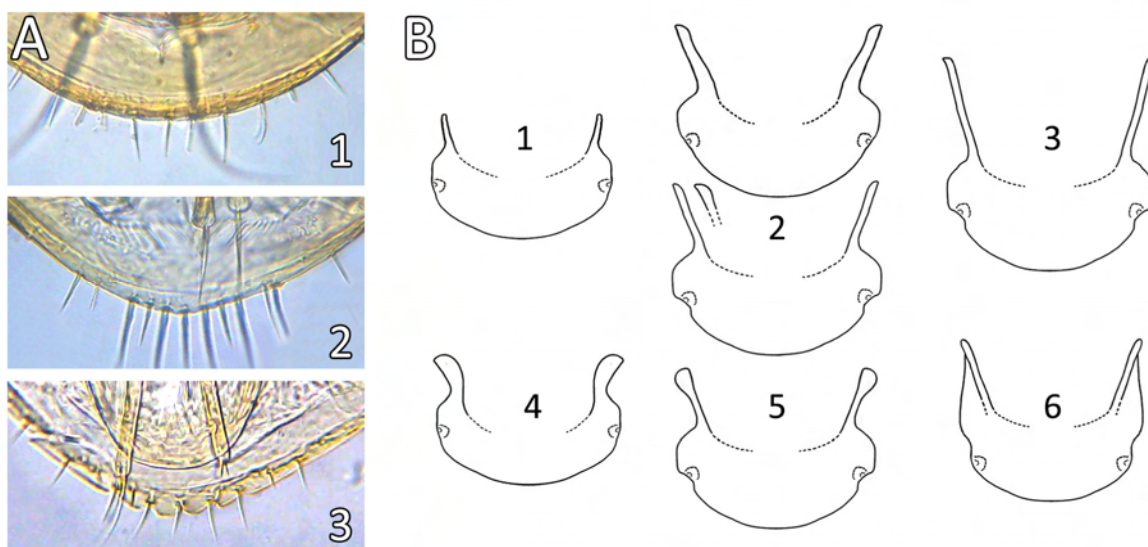


Fig. 58. Tergito VIII. A.- Variabilidad del margen posterior (M. Ópt.): 1- liso y curvado (*T. besucheti*), 2- liso, ligeramente proyectado (*T. elenae*), 3- crenulado y ligeramente proyectado (*T. wrasei*). B.- Variabilidad de las apófisis laterales: 1- cortas y finas, 2- tamaño medio y grosor uniforme, robustas (arriba) o esbeltas (abajo), 3- largas o muy largas, grosor uniforme, 4- cortas y espatuladas, 5- ligeramente ensanchadas en la zona superior, 6- con una membrana lateral prolongada a lo largo de la apófisis.

- Apófisis de tamaño medio, grosor uniforme en toda su longitud (Fig. 58 B 2). Pueden ser esbeltas (ej. *T. gomezi*) o robustas (ej. *T. josabelae*).
- Apófisis largas o muy largas (Fig. 58 B 3). Esbeltas y de grosor uniforme en toda su longitud. Ej. *T. baetica*.
- Apófisis cortas y fuertemente dilatadas, espatuladas (Fig. 58 B 4). Ej. *T. peregrina*.
- Apófisis cortas o de tamaño medio, ligeramente ensanchadas en la parte superior (Fig. 58 B 5). Ej. *T. estrellae*.
- Apófisis cortas o de tamaño medio, con una membrana lateral que se prolonga a lo largo de la apófisis (Fig. 58 B 6). Ej. *T. diecki*.

El tergito VIII no suele describirse en los Anillini y hay poca información disponible. Nunca se había valorado en *Typhlocharis*, pero el alto grado de variabilidad que presenta hace que sea una herramienta taxonómica a tener en cuenta.

Finalmente, en algunos ejemplares se ha observado un pequeño óvalo esclerotizado formando un anillo en las partes membranosas de la genitalia (Fig. 59). Esta estructura parece estar asociada a la base de alguno de los conductos membranosos (probablemente el oviducto). Es posible que se corresponda con el esclerito anular descrito en otros carábidos (ORTUÑO, 1994).

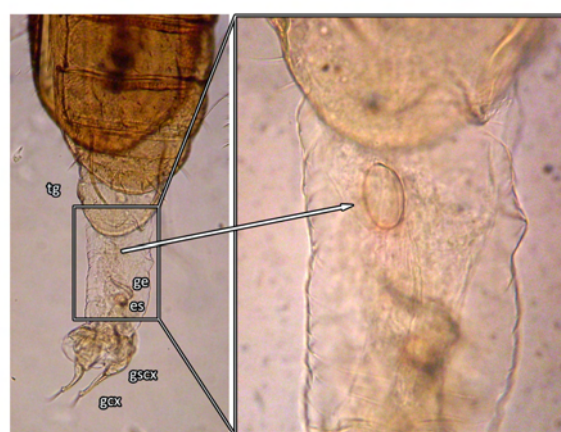
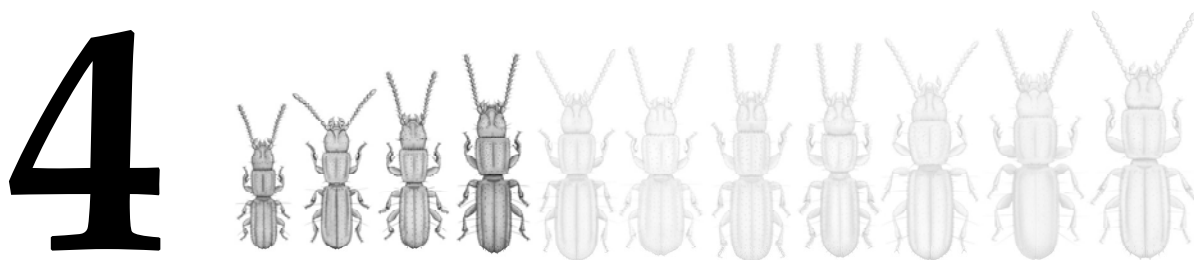


Fig. 59. Genitalia femenina evertida de *T. coenobita* sp.n. (M. Ópt.), mostrando un detalle del complejo genital membranoso en el que se aprecia un esclerito anular. Abreviaturas: es, espermateca; ge, glándula espermatecal; gcx, gonocoxito; gscx, gonosubcoxito; tg, tergito VIII.



Descripciones

4.1. CONSIDERACIONES PREVIAS

En este capítulo se presentan las descripciones de las 61 especies de *Typhlocharis* consideradas válidas hasta el momento, teniendo en cuenta los caracteres tratados en el Capítulo 3; además de la descripción de tres especies nuevas. Se ofrece un resumen del estado de conocimiento de *T. simoni*, la única especie del grupo considerada *incertae sedis*.

Cada descripción consta de: nombre de la especie, listado de referencias bibliográficas con información taxonómica relevante de la especie (descripciones y catálogos), *locus typicus*, material estudiado, diagnosis, descripción *in extenso* (cabeza, tórax, élitros, abdomen, genitalia, masculina y femenina) y una lámina ilustrada del *habitus* y la genitalia.

El material estudiado se refiere exclusivamente a los ejemplares que han sido observados directamente en el transcurso de este trabajo.

En algunas especies no ha sido posible estudiar alguno de los sexos, o bien existen carencias de información que han tenido que complementarse con datos procedentes de bibliografía. Se indica en cada caso.

Las medidas se han tomado de nuevo y en las mismas condiciones **a partir de los ejemplares estudiados** (siguiendo el esquema de la Fig. 16, Capítulo 2) y, por lo tanto, los límites de tamaño presentados no son necesariamente coincidentes con lo especificado en las descripciones originales de cada especie. Esta decisión se ha tomado para eliminar la disparidad de criterios de la bibliografía (aproximación a uno o más decimales, medidas diferentes para machos y hembras, media general para toda la especie, falta de medidas para algunas estructuras, etc.) y para asegurar que los datos son comparables y manifiestan el mismo margen de error. Solo en casos muy concretos se han tomado medidas procedentes de datos bibliográficos, en cuyo caso se indican a pie de página.

La nomenclatura utilizada en las descripciones sigue lo establecido en el Capítulo 3. En el caso de las setas del margen anterior del pronoto, se asumen como filiformes y finas a menos que se especifique lo contrario.

Los *habitus* en vista dorsal representan un ejemplar macho (salvo excepciones en que el macho se desconoce). Esto es debido a que, en los casos de dimorfismo sexual, son los machos los que desarrollan los caracteres más aparentes y distintivos. Por el mismo motivo, las descripciones por defecto aluden a los caracteres masculinos, especificando y comparando los rasgos femeninos cuando es necesario.

En la vista ventral, se representan patas, mesotórax, metatórax y abdomen de ambos sexos, separado por una línea discontinua. El lateral izquierdo corresponde al macho, el derecho a la hembra.

Las genitalias se han dibujado en línea a partir de fotografías siguiendo un método similar a la tradicional cámara clara. Cada genitalia se ha dibujado a partir de un único ejemplar. Las líneas discontinuas indican estructuras poco claras en las fotografías utilizadas como referencia. En el caso de estructuras que no han podido ser observadas o se desconocen, se representa dicha estructura en línea de puntos y con un signo de interrogación “?”.

El edeago se representa en vista dorsal y lateral derecha. La extensión real de la lámina apical no siempre coincide con la vista dibujada por cuestiones de perspectiva (ej. en especies con edeagos muy curvados el ápice se ve más corto de lo que es o de lo que se ve en vista frontal). La morfología de la lámina apical completa se refleja en las láminas de caracteres y en la Fig. 52 (Capítulo 3). Los escleritos del endofalo se describen e ilustran en vista lateral e invaginados. El anillo apodemal no se representa, y se describe según los modelos mostrados en la Fig. 55 (Capítulo 3).

La genitalia femenina se representa en vista ventral, invaginada en posición anatómica en reposo.

***Typhlocharis silvanoides* Dieck, 1869**

Typhlocharis silvanoides Dieck: Dieck 1869a: 6.
Typhlocharis silvanoides Dieck: Dieck 1869b: 352.
Typhlocharis silvanoides Dieck: Marseul, 1873: 150.
Typhlocharis silvanoides Dieck: Abeille de Perrin, 1874:223.
Anillus Subgen. *Typhlocharis silvanoides* Dieck: Bedel, 1895:80-81.
Typhlocharis silvanoides Dieck: Ganglbauer, 1900: 183-184.
Anillus Subgen. *Typhlocharis silvanoides* Dieck: Escalera, 1914:21.
Typhlocharis silvanoides Dieck: Jeannel, 1937: 333-334.
Typhlocharis silvanoides Dieck: Antoine, 1955: 104.
Typhlocharis silvanoides Dieck: Kocher, 1963: 47.
Typhlocharis silvanoides Dieck: Jeannel, 1963: 83.
= *Typhlocharis rifensis* Coiffait: Coiffait, 1969: 55.
= *Typhlocharis rifensis* Coiffait: Jeanne, 1973: 98.
Typhlocharis silvanoides Dieck: Jeanne, 1973: 98.
Typhlocharis (s.str.) *silvanoides* Dieck: Zaballo, 1983: 551.
= *Typhlocharis* (s.str.) *rifensis* Coiffait: Zaballo, 1983: 551.
Typhlocharis silvanoides Dieck = *Typhlocharis rifensis* Coiffait: Zaballo & Ortuño, 1988: 64-66.
Typhlocharis silvanoides Dieck (= *rifensis* Coiffait): Zaballo & Ruíz-Tapiador, 1997: 105.
Typhlocharis silvanoides Dieck: Zaballo, 2003: 241.
= *rifensis* Coiffait: Zaballo, 2003: 241.
Typhlocharis silvanoides Dieck: Lorenz, 2005: 202.
= *rifensis* Coiffait: Lorenz, 2005: 202.
Typhlocharis silvanoides Dieck: Zaballo & Pérez-González, 2011b: 139-143.

Locus Typicus: Tánger, Marruecos

Material estudiado:

SINTIPOS: 2♀♀ Tanger, MARRUECOS, Dieck, (Coll. Argod ex-Coll. Grenier, MNHNP) (cada ejemplar montado en una cartulina, nº 17); 1♂ y 4♀♀ Tanger, MARRUECOS, Dieck, (Coll. Saulcy-Argod, MNHNP) (los cinco ejemplares montados en una cartulina, nº 18); 1♀ Tanger, MARRUECOS, (Coll. Schaufuss, MFNB, nº 19).

OTRO MATERIAL: 1♂ Tanger, MARRUECOS (Coll. Pérez-Arcas, MNCNM, nº cat. 59478) (nº 1); 1♀ Tanger, MARRUECOS (Schfs.) (Coll. Heyden, DEI) (nº 3); 1♀ Tanger, MARRUECOS, Dieck, (Coll. Schneider-Kolch, DEI) (nº 4); 1♂ Tanger, MARRUECOS (Dieck) (Coll. Kraatz, DEI) (nº 5); 1♂ Tanger, MARRUECOS 3.95, (Coll. Chobaut, MNHNP) (nº 6); 1♂ Tanger, MARRUECOS 3.95, (Coll. Bedel, MNHNP) (nº 7); 1♀ Tanger, MARRUECOS, 1897, (Coll. Jeannel, MNHNP) (nº 8); 1♀ Tanger, MARRUECOS, 1897, (Coll. Maindron, MNHNP) (nº 9); 1♀ Tanger, MARRUECOS, 1897, (Coll. Sicard, MNHNP) (nº 10); 4♂♂ Tanger, MARRUECOS, 1899, (Coll. Saulcy-Argod, MNHNP) (nºs 11-14); 1♀ Tanger, MARRUECOS, (Coll. Abeille de Perrin, MNHNP) (nº 15); 1♀ Tanger, MARRUECOS, (Coll. Chobaut, MNHNP) (nº 16); 22♂♂ 32♀♀ Nuestra Señora de la Luz, Tarifa, (36° 04'N, 05° 37'O), Cádiz, ESPAÑA, 8-02-1997, 30 m, J. P. Zaballo leg.; 50♂♂ 39♀♀ misma localidad, 28-01-1998, J. P. Zaballo leg.; 4♂♂ 5♀♀ misma localidad, 29-04-2000 J. P. Zaballo leg.; 9♂♂ 2♀♀ Puerto de Jota, Alcalá de los Gazules (36° 23'N, 05° 38'O), Cádiz, ESPAÑA, 07-04-1998, 275 m, O. del Junco & J. P. Zaballo leg. (Coll. J.P. Zaballo y Coll. S. Pérez-González, UCM; MNCN, Madrid; Coll. O. del Junco, Cádiz; Coll. D. Wrase, Berlín; Coll. I. Ruíz-Tapiador, Madrid; Coll. J. Serrano, Murcia); 1♀ (1046246), 1♂ (1046247), 1? (CA32) Santuario de Nuestra Señora de la Luz, Tarifa, (36° 05'N, 05° 37'O), Cádiz, ESPAÑA, 29-03-2008, 61 m, Andújar, Arribas & Lencina leg.; 1♂ (1046245) misma localidad, 31-01-2010, Andújar, Arribas & Lencina leg. (Coll. C. Andújar, NHM).

Diagnosis:

Coleóptero endógeo pequeño, anoftalmo, con cuerpo estrecho y paralelo con tegumento microrreticulado y pubescencia dispersa. Vértex con *pars stridens*. Pronoto subcuadrado ligeramente estrechado en la parte basal. Élitros con órgano escutelar y ojales, sin setas disciales, hay un par de setas escutelares. No hay dientes terminales en los élitros. Serie umbilicada con ocho setas (4+4). Hembras con fosetas ventrales marcadas. Edeago falciforme, con escleritos del endofalo alargados e irregulares. Genitalia femenina con gonocoxitos tubulares largos y espermateca subesférica irregular (Fig. 60).

Descripción:

Longitud 1,30-1,57 mm (machos), 1,32-1,68 mm (hembras). Insecto anoftalmo, despigmentado, de color amarillo pálido a marrón. Tegumento pubescente y microrreticulado (Fig. 60). **CABEZA** (Fig. 60 A y B): más ancha (0,29-0,35 mm) que larga (0,20-0,25 mm), con superficie microrreticulada (patrón subhexagonal). Órgano estridulador (*pars stridens*) en la región del vértex, en ambos sexos. Depresión semilunar posterolateral en ambos lados de la cápsula cefálica. Labro subrectangular, con márgenes redondeados y una zona triangular central más esclerotizada. Clípeo con margen anterior

recto. Antenas moniliformes, con 11 antenómeros redondeados, algo más cuadrados hacia la parte distal (**morfo 1**), el último piriforme. Pedúnculo del tercer antenómero alargado (aproximadamente 0,82 veces la longitud del cuerpo del antenómero). *Sensilla coeloconica* (**sc**) en el último antenómero distribuidas en un patrón de tres **sc** anterodorsales y una posterodorsal. Una **sc** ventral en los antenómeros 5º y 6º. Mandíbula derecha con un diente terebral romo en el margen interno. Mandíbula izquierda sin dientes. Labio sin características especiales, con un diente medio romo. Lígula con lóbulo medio prominente y paraglosas largas. Gula de tipo ancho, aproximadamente dos veces más larga que ancha. *Quetotaxia cefálica*: cinco pares de setas labrales (**s-l-m-s-m/m-s-m-l-s**), dos pares de setas clipeales (**l-s/s-l**), un par de setas frontales, dos pares de setas supraoculares (anterior y posterior), un par de setas supraantennales, uno o dos pares de setas occipitales y un par de setas genales, además de pubescencia dispersa por toda la cápsula cefálica a excepción del cuello. Labio con un par de setas cerca de la base del diente medio, un par de setas largas cerca de la base de los epilobios, un par de setas muy cortas cerca del ápice de los epilobios y uno o dos pares de setas muy cortas cerca de la sutura posterior. Prebasilar con un par de setas laterales largas cerca del margen anterior, un par de setas laterales muy cortas en la región media y dos pares de setas (el par lateral mucho más largo) en la región posterior, con una distribución irregular en distintos individuos. **TÓRAX** (Fig. 60 A y B): Pronoto subcuadrado, ligeramente más largo (0,36-0,50 mm) que ancho (0,34-0,43 mm) un poco estrechado en la parte posterior. Margen anterior suavemente arqueado hacia dentro o casi recto, levemente crenulado, con hiato medial (aproximadamente tan ancho como dos espacios entre las setas adyacentes). Margen posterior sinuoso. Márgenes laterales con dentículos cerca de los ángulos posteriores. El patrón de estos dentículos varía entre dos o tres, relativamente grandes e irregulares, a tres o cuatro, más pequeños, dando un aspecto “ondulado”. Superficie cubierta por microrreticulación subhexagonal. Disco aplanado, con una línea media y un par de surcos laterales longitudinales leves. *Quetotaxia*: un par de setas largas en el primer tercio de los márgenes laterales, un par de setas largas en los ángulos posteriores, una hilera de cinco a seis pares de setas [**l-(l)-l-l-l-l/l-l-l-l-(l)-l**] paralelas al margen anterior, dos o tres pares de setas paralelas al margen posterior [(**s**)-**l-l-l-l(s)**], una hilera de setas pequeñas y finas regularmente distribuidas en los márgenes anterior y posterior, una hilera de setas cortas en los márgenes laterales y cinco pares de hileras longitudinales de pubescencia corta en el disco. Sutura del proepisterno visible. Apófisis prosternal redondeada. Margen anterior del prosterno con una hilera de setas largas y finas y entre seis y ocho pares de setas cortas paralelas a ella. Prosterno cubierto de pubescencia dispersa, ausente en los proepisternos. Mesoepisternos con fosetas suaves, asociadas a la articulación de la pata. Metaepisternos con un par de fosetas laterales bien marcadas, nítidas en ambos sexos. **ÉLITROS** (Fig. 60 A): aproximadamente dos veces más largos (0,74-0,97 mm) que anchos (0,37-0,46 mm), subparalelos. Márgenes laterales con 19-25 dentículos triangulares, bien definidos, progresivamente más leves hacia atrás. Margen apical variable entre redondeado y suavemente sinuoso, sin dentículos. Ángulo humeral marcado. Disco aplanado, con carenas longitudinales laterales asociadas a la 7ª estría sin alcanzar la zona apical. Superficie con microrreticulación subhexagonal irregular. Poros elitrales pequeños, poco visibles, dispersos a lo largo de la 7ª estría y disco. Órgano transversal escutelar con margen recto. Un par de “ojales” junto a la base de los élitros. *Quetotaxia*: serie umbilicada formada por un grupo anterior y un grupo posterior de cuatro setas cada uno (**4+4**). Un par de setas escutelares. Sin setas discales. Cinco pares de hileras longitudinales de pubescencia discal corta. Orla apical de setas cortas. Márgenes laterales orlados con una seta corta en cada dentículo. En algunos ejemplares la seta asociada al último dentículo destaca ligeramente del resto. **PATAS** (Fig. 60 B): semejantes en ambos sexos. Profémur anguloso, protibia, mesofémur y mesotibia sin caracteres especiales.

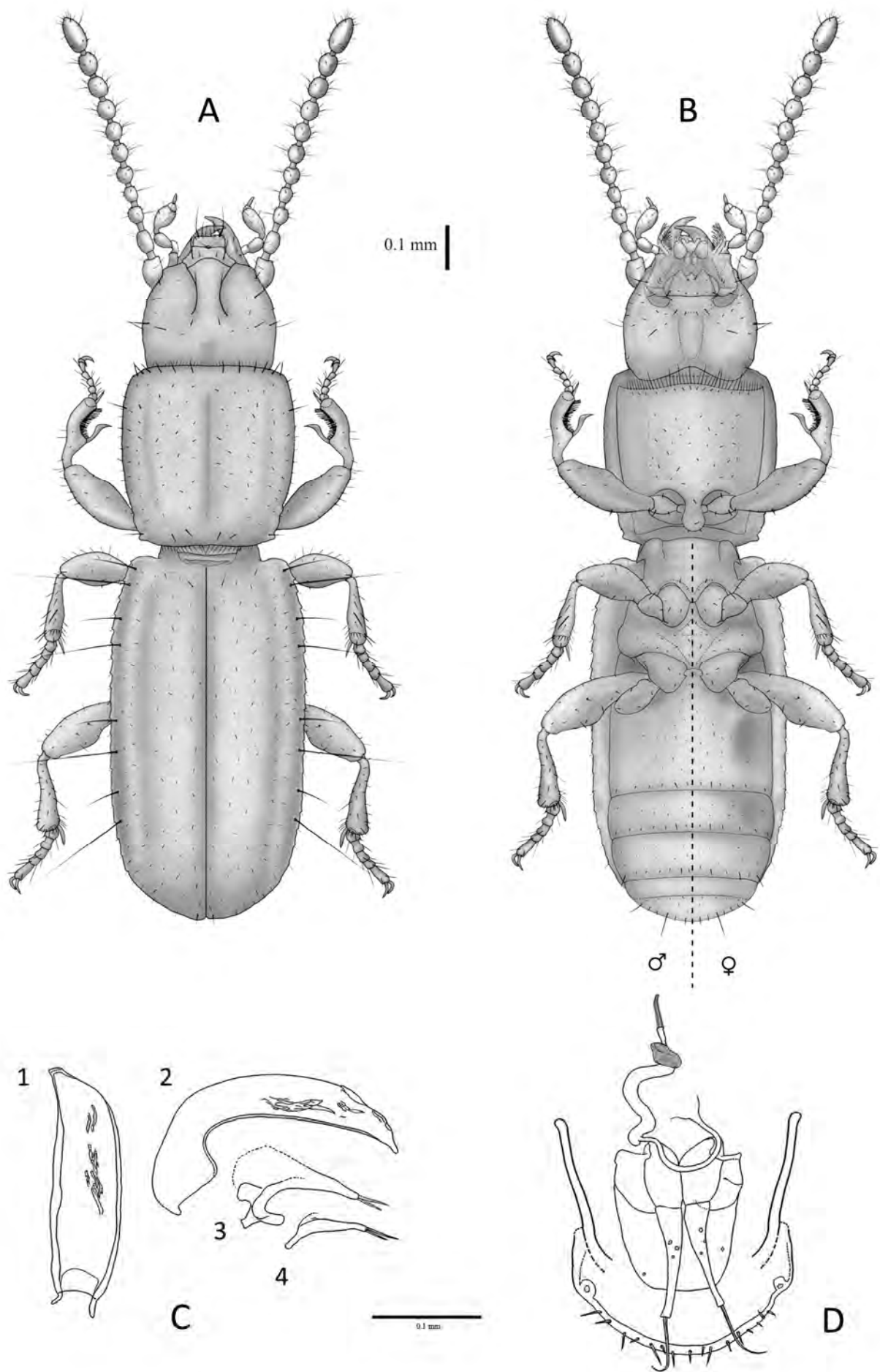


Fig. 60. *Typhlocharis silvanoides* Dieck, 1869. A.- *Habitus* dorsal. B.- *Habitus* ventral. Escala: 0.1 mm. C.- Genitalia masculina: 1) eedeago en vista dorsal, 2) eedeago en vista lateral, 3) parámtero derecho, 4) parámtero izquierdo. D.- Genitalia femenina. Escala: 0.1 mm.

Solapa metacoxal suavemente redondeada. Metatrocánteres redondeados. Metafémures angulosos y metatibias con la región distal moderadamente dilatada. Lado interno de los fémures liso o ligeramente escamoso. Tarsos claramente pentámeros en todas las patas. Uñas curvadas, simples. **ABDOMEN** (Fig. 60 B): cubierto por microrreticulación irregular. Espacio intermetacoxal no ensanchado. Hembras con un par de fosetas ventrales bien marcadas, en el primer y segundo ventrito; muy tenues o ausentes en machos. Último ventrito con un “cinturón” de microescultura escamosa y fina (cada escama con el borde fina e irregularmente serrado en ambos sexos), margen posterior sin muescas laterales y con un patrón de seis o siete pares de setas en el margen posterior, sexualmente dimórfico: **l-(s)-s-s-l-s-s/s-s-l-s-s-s-l**. **GENITALIA MASCULINA** (Fig. 60 C 1-4): Edeago con lóbulo medio falciforme (longitud: 0,24 mm), desviado a la derecha (orientado anatómicamente) en vista dorsal. Ápice subtriangular, corto y romo. Endofalo con escleritos alargados e irregulares. Parámetros subtriangulares, con dos setas apicales de tamaño medio. Esclerito anular (IX esterno abdominal) subtriangular con margen apical proyectado, progresivamente más estrecho y suavemente curvado en el extremo (modelo 1, Fig. 55). **GENITALIA FEMENINA** (Fig. 60 D): según el modelo general descrito por VIGNA-TAGLIANTI (1972). Gonocoxitos tubulares largos, con seta apical doble. Sin setas laterales, pero con varios poros en el gonocoxito. Gonosubcoxitos romos, redondeados. Conducto espermatecal medio-largo, con dos regiones: una proximal, fina (0,006 mm de diámetro) y distal, gruesa (0,024 mm de diámetro). Espermateca subesférica-irregular, con forma de “guisante seco” (longitud 0,032 mm). Glándula espermatecal tubular-cónica (longitud: 0,03 mm), distalmente esclerotizada. Armadura genital (segmento abdominal/terguito VIII) con margen liso y redondeado, cubierto por una hilera de setas finas; proyecciones laterales largas y finas.

***Typhlocharis baetica* Ehlers, 1883**

- Typhlocharis baetica* Ehlers: Ehlers, 1883:31.
Typhlocharis baetica Ehlers: Ganglbauer, 1900:182-183.
Typhlocharis baetica Ehlers: De la Fuente, 1919: 84.
Typhlocharis baetica Ehlers: De la Fuente & Morales, 1927: 162.
Typhlocharis baeticus Ehlers: Jeannel, 1937: 334.
Typhlocharis boeticus Ehlers: Jeannel, 1963: 83.
Typhlocharis boeticus Ehlers: Jeanne, 1973: 98.
Typhlocharis baeticus Ehlers: Español, 1974: 7.
Typhlocharis (s.str.) *baeticus* Ehlers: Zaballo, 1983: 551.
Typhlocharis boeticus Ehlers: Zaballo & Jeanne, 1994: 52.
Typhlocharis boeticus Ehlers: Zaballo & Ruíz-Tapiador, 1997: 105.
Typhlocharis baetica Ehlers: Zaballo & Banda, 2001: 53-56.
Typhlocharis boetica Ehlers: Zaballo, 2003: 241.
Typhlocharis boetica Ehlers: Lorenz, 2005: 202.

Locus Typicus: Posadas, Córdoba, España

Material estudiado:

PARALECTOTIPOS: 1♂ Posadas, Córdoba, ESPAÑA, 1937-744, n°8 Coll. Van de Poll (NHM); 1♂ Posadas, Córdoba, ESPAÑA, 1937-744, n°10 Coll. Van de Poll (NHM); 1♀ Posadas, Córdoba, ESPAÑA, 1937-744, n°2 Coll. Van de Poll (NHM).

OTRO MATERIAL: 1♀ Posadas, Córdoba, ESPAÑA, 1937-744, n°3 Coll. Van de Poll (NHM); 2♂♂ Arroyo de la Torre, Posadas, Córdoba, ESPAÑA, 4-04-1999, E. Banda & I. Aguirre leg. (Coll. J.P. Zaballo, UCM); 2♀♀ Arroyo de la Torre, Posadas, Córdoba, ESPAÑA, 3-11-1999, E. Banda & I. Aguirre leg. (Coll. J.P. Zaballo, UCM).

Diagnosis:

Coleóptero endógeo de pequeño tamaño, anoftalmo, con cuerpo estrecho y subrectangular cubierto de tegumento microrreticulado y pubescencia dispersa. Vértex con *pars stridens*. Élitros con dentículos de los márgenes muy fuertes, “dentados”. Margen apical con cinco a siete pares de dentículos. Serie umbilicada con

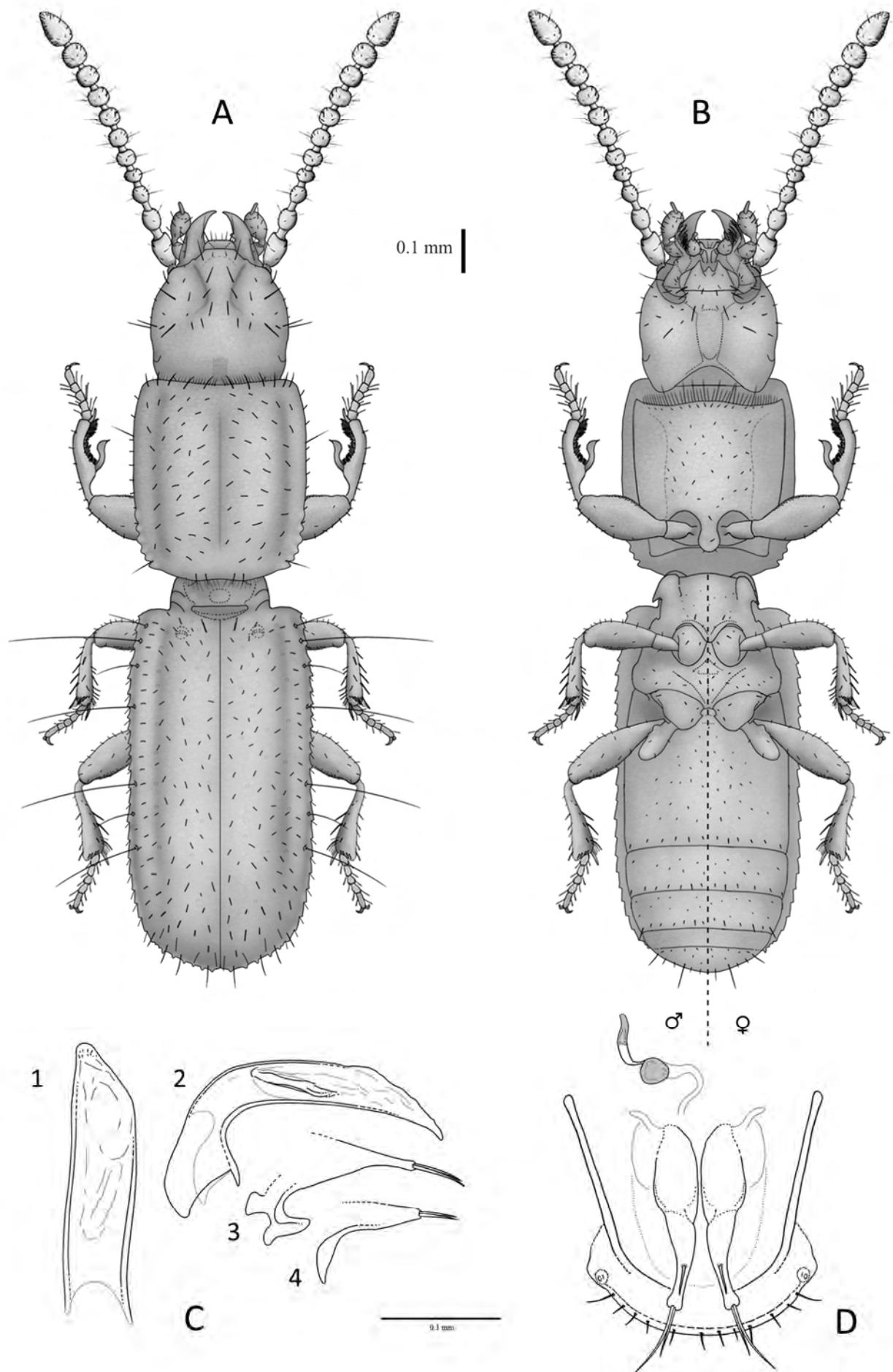


Fig. 61. *Typhlocharis baetica* Ehlers, 1883. A.- *Habitus* dorsal. B.- *Habitus* ventral. Escala: 0.1 mm. C.- Genitalia masculina: 1) eedeago en vista dorsal, 2) eedeago en vista lateral, 3) parámero derecho, 4) parámero izquierdo. D.- Genitalia femenina. Escala: 0.1 mm.

siete setas (4+3). Fémures con protuberancias o tubérculos en el margen interno. Metatibias dilatadas distalmente. Edeago falciforme, con escleritos del endofalo en forma de varilla bifurcada. Genitalia femenina con gonocoxitos tubulares, con seta lateral; espermateca subesférica-irregular (Fig. 61).

Descripción:

Longitud 1,44-1,76 mm (machos), 1,58 mm (hembras). Insecto anoftalmo, despigmentado, de color amarillo pálido a marrón. Tegumento pubescente y microrreticulado (Fig. 61). **CABEZA** (Fig. 61 A y B): más ancha (0,31-0,37 mm) que larga (0,26-0,34 mm), con superficie microrreticulada (patrón subhexagonal). Órgano estridulador (*pars stridens*) en la región del vértex, en ambos sexos. Depresión semilunar posterolateral en ambos lados de la cápsula cefálica. Labro subrectangular, bastante redondeado, con una zona triangular central más esclerotizada. Clípeo con margen anterior recto. Antenas moniliformes, con 11 antenómeros redondeados, algo más cuadrados hacia la parte distal (**morfo 1**), el último piriforme. Pedúnculo del tercer antenómero moderadamente alargado (aproximadamente 0,72 veces la longitud del cuerpo del antenómero). *Sensilla coeloconica* (**sc**) en el último antenómero distribuidas en un patrón de tres **sc** anterodorsales y una posterodorsal. Una **sc** ventral en los antenómeros 5° y 6°. Mandíbula derecha con margen interno con solapa y un diente terebral. Mandíbula izquierda sin dientes. Labio sin características especiales, con un diente medio romo. Lígula con lóbulo muy bajo y paraglosas largas. Gula de tipo ancho, aproximadamente dos veces más larga que ancha. *Quetotaxia cefálica*: cinco pares de setas labrales (**s-l-m-s-m/m-s-m-l-s**), dos pares de setas clipeales (**l-s/s-l**), un par frontales, dos pares supraoculares (anterior y posterior), un par supraantennales, dos pares de setas occipitales y un par de setas genales, además de pubescencia dispersa por toda la cápsula cefálica a excepción del cuello. Labio con un par de setas cerca de la base del diente medio, un par de setas largas cerca de la base de los epilobios, un par de setas muy cortas cerca del ápice de los epilobios y uno, a veces dos, pares de setas muy cortas cerca de la sutura posterior. Prebasilar con dos pares de setas cerca del margen anterior (el par lateral mucho más largo), un par de setas laterales muy cortas en la región media y dos pares de setas (el par lateral mucho más largo) en la región posterior, con una distribución irregular en distintos individuos. **TÓRAX** (Fig. 61A y B): Pronoto subcuadrado, apenas más largo (0,40-0,50 mm) que ancho (0,38-0,43 mm) un poco estrechado en la parte posterior. Márgenes anterior y posterior suavemente sinuosos. Margen anterior levemente crenulado, con hiato medial (aproximadamente tan ancho como dos o tres espacios entre las setas adyacentes). De cuatro a seis dentículos posteriores en los márgenes laterales, romos pero muy marcados y fuertes, dando un aspecto serrado. Superficie cubierta por microrreticulación subhexagonal. Disco aplanado, con una línea media y un par de surcos laterales longitudinales leves. *Quetotaxia*: un par de setas largas en el primer tercio de los márgenes laterales, un par de setas largas en los ángulos posteriores, una hilera de cinco a seis pares de setas [**l-(l)-l-l-l-l/l-l-l-l-(l)-l**] paralelas al margen anterior, dos o tres pares de setas paralelas al margen posterior [**(s)-l-l-l-l-(s)**], una hilera de setas pequeñas y finas regularmente distribuidas en los márgenes anterior (gruesas) y posterior (finas), una hilera de setas cortas en los márgenes laterales y cinco pares de hileras longitudinales irregulares de pubescencia corta en el disco. Sutura del proepisterno visible. Apófisis prosternal redondeada. Margen anterior del prosterno con una hilera de setas largas y finas (filiformes) y entre seis y ocho pares de setas cortas paralelas a ella. Prosterno cubierto de pubescencia dispersa, ausente en los proepisternos. Mesoepisternos apenas hundidos (sin fosetas). Metaepisternos con un par de fosetas laterales suaves en ambos sexos. **ÉLITROS** (Fig. 61 A): aproximadamente dos veces más largos (0,78-0,92 mm) que anchos (0,47-0,51 mm), subparalelos. Márgenes laterales con 23-24 dentículos, muy fuertemente marcados (aspecto “dentado”), paulatinamente más leves hacia atrás, pero bien marcados incluso en

el comienzo de la región apical. Margen apical suavemente redondeado, con cinco a siete pares de dentículos, bien definidos. Ángulo humeral marcado. Disco aplanado, con carenas longitudinales laterales asociadas a la 7ª estría, sin alcanzar la zona apical. Superficie con microrreticulación subhexagonal irregular. Poros elitrales pequeños, pero conspicuos, presentes a lo largo de la 7ª estría, región escutelar y disco. Órgano transversal escutelar con margen recto. Un par de “ojales” junto a la base de los élitros. *Quetotaxia*: serie umbilicada con un grupo anterior de cuatro setas y un grupo posterior de tres setas (4+3). Un par de setas escutelares. Sin setas discales. Cinco pares de hileras longitudinales de pubescencia discal corta-media (más larga en la zona posterior). Orla apical de setas largas. Márgenes laterales orlados con una seta corta en cada dentículo. **PATAS** (Fig. 61 B): semejantes en ambos sexos. Profémur, protibia, mesofémur y mesotibia sin caracteres especiales. Solapa metacoxal suavemente redondeada. Metatrocánteres redondeados. Metafémures suavemente angulosos. Metatibias con la región distal fuertemente dilatada. Lado interno de los fémures cubierto por pequeñas protuberancias o tubérculos muy evidentes. Tarsos claramente pentámeros en todas las patas. Uñas curvadas, simples. **ABDOMEN** (Fig. 61 B): cubierto por microrreticulación irregular. Espacio intermetacoxal no ensanchado. Sin fosetas ventrales. Último ventrito con un “cinturón” de microescultura escamosa y fina (cada escama con el borde fina e irregularmente serrado en ambos sexos), sin muescas laterales y con un patrón de cinco o seis pares de setas en el margen posterior, sexualmente dimórfico: **l-s-s-l-s-s/m-(s)-l-s-s-l**. **GENITALIA MASCULINA**: (Fig. X C 1-4) Edeago con lóbulo medio falciforme (longitud: 0,23 mm), desviado a la derecha (orientado anatómicamente) en vista dorsal. Ápice subtriangular, corto y romo. Endofalo con escleritos alargados, en forma de varilla bifurcada, con una proyección lateral curvada hacia arriba. Parámeros subtriangulares, con dos setas apicales de tamaño medio. Esclerito anular (IX esterno abdominal) subtriangular-arqueado con margen apical proyectado, bien diferenciado y en forma de lengüeta, a veces curvado en el extremo (modelo 2, Fig. 55). **GENITALIA FEMENINA** (Fig. 61 D): según el modelo general descrito por VIGNA-TAGLIANTI (1972). Gonocoxitos tubulares largos, con seta apical doble. Seta lateral en la parte media del gonocoxito, además de varios poros. Gonosubcoxitos romos, redondeados. Conducto espermatecal medio-largo, aparentemente de grosor uniforme (impreciso en los ejemplares consultados). Espermateca subesférica irregular, con forma de “guisante seco” (longitud 0,024 mm). Glándula espermatecal tubular-cónica (longitud: 0,026 mm), distalmente esclerotizada. Armadura genital (segmento abdominal/terguito VIII) con margen liso y redondeado, cubierto por una hilera de setas finas; proyecciones laterales largas y finas.

***Typhlocharis diecki* Ehlers, 1883**

Typhlocharis Diecki Ehlers: Ehlers, 1883:31.

Typhlocharis Diecki Ehlers: Ganglbauer, 1900: 183.

Typhlocharis Diecki Ehlers: De la Fuente, 1919: 84.

Typhlocharis Diecki Ehlers: De la Fuente & Morales, 1927: 163.

Typhlocharis Diecki Ehlers: Jeannel, 1937: 334.

Typhlocharis Diecki Ehlers: Jeannel, 1963: 83.

Typhlocharis diecki Ehlers: Jeanne, 1973: 98.

Typhlocharis diecki Ehlers: Español, 1974: 7.

Typhlocharis (s.str.) diecki Ehlers: Zaballos, 1983: 551.

Typhlocharis diecki Ehlers: Zaballos, 1986a: 144-148.

Typhlocharis diecki Ehlers: Zaballos & Jeanne, 1994: 52.

Typhlocharis diecki Ehlers: Zaballos & Ruíz-Tapiador, 1997: 105.

Typhlocharis diecki Ehlers: Zaballos, 2003: 241.

Typhlocharis diecki Ehlers: Lorenz, 2005: 202.

Locus Typicus: Cascante, Navarra, España

Material estudiado:

4♂♂, 1♀ Cunchillos, Zaragoza, ESPAÑA, 25-07-1986, 500 m, J.P.Zaballos leg. (Coll. J.P. Zaballos, UCM). 1♂ (CA41), 1♀ (CA42), Artajona (42° 37' N, 01° 46' O), Navarra, ESPAÑA, 20-08-2008, 470 m, Andújar & Arribas leg.; 1♂ (CA47) Sesma (42° 28' N, 02° 04' O), Navarra, ESPAÑA, 20-09-2008, 375 m, C. Andújar leg.; 1♂ (1046241), 3♀♀ (CA43, CA44, 1046242), Santa Cruz del Moncayo, (41° 52' N, 01° 45' O) Zaragoza, ESPAÑA, 20-09-2008, 705 m, Andújar & Arribas leg.; 2♂♂(1424462, 1424464), 1♀ (1424463), Camino de la Cadeneta, Poblet (41° 18' N, 01° 04' E), Tarragona, ESPAÑA, 24/27-04-2014, 710 m, Andújar, Arribas & Arribas leg.; 1♂ (1424470), 2♀♀ (1424471, 1424472) Barranc de D'Almunt Vila (41° 17' N, 01° 01' E), Poblet, Tarragona, ESPAÑA, 24/27-04-2014, 702 m, Andújar, Arribas & Arribas leg.; 1♂ (1424467), 2♀♀ (1424466, 1424468), TV-7041 km 18 (41° 18' N, 01° 03' E), Poblet, Tarragona, ESPAÑA, 24/27-04-2014, 770 m, Andújar, Arribas & Arribas leg.; 1♂ (1424481), 1♀ (1424480), Sierra de Guara, Río Calcón, Abizanda (42° 12' N, 00° 11' E), Huesca, ESPAÑA. 28-04-14/01-05-2014, 612 m, Andújar, Arribas & Arribas leg. (Coll. C. Andújar, NHM).

Diagnosis:

Coleóptero endógeo de pequeño tamaño, anoftalmo, con cuerpo estrecho y subrectangular cubierto de tegumento microrreticulado y pubescencia dispersa. Vértex con *pars stridens* muy tenue. Diente medio del labio variable, entre romo y muy bajo o casi inexistente. Élitros con denticulos de los márgenes muy leves, apenas esbozados. Margen apical con un par de denticulos, asociados a la 7ª estría. Serie umbilicada con siete setas (4+3). Edeago falciforme, esbelto y aplanado distalmente, con ápice ancho y redondeado y escleritos del endofalo en forma de varilla irregular. Genitalia femenina con gonocoxitos tubulares, con seta lateral; espermoteca ovoide (Fig. 62).

Descripción:

Longitud 0,99-1,22 mm (machos), 1,00 mm (hembras). Insecto anoftalmo, despigmentado, de color amarillo pálido a marrón. Tegumento pubescente y microrreticulado (Fig. 62). **CABEZA** (Fig. 62 A y B): más ancha (0,22-0,25 mm) que larga (0,20-0,21 mm), con superficie microrreticulada (patrón subhexagonal). Órgano estridulador (*pars stridens*) muy tenue, poco marcado, en la región del vértex, en ambos sexos. Depresión semilunar posterolateral en ambos lados de la cápsula cefálica. Labro subrectangular o levemente escotado, con una zona triangular central más esclerotizada. Clípeo con margen anterior recto. Antenas moniliformes, con 11 antenómeros subcuadrados (**morfo 1**), el último piriforme. Pedúnculo del tercer antenómero corto. Patrón de *sensilla coeloconica* (**sc**) en el último antenómero con una **sc** anterodorsal y una posterodorsal. Una **sc** ventral en los antenómeros 5º y 6º. Ambas mandíbulas sin dientes terebrales, puede haber un pequeño esbozo de diente en la mandíbula derecha. Labio con epilobios prominentes y apuntados, separados por un espacio amplio, con un diente medio variable entre normal, romo o muy bajo y prácticamente ausente (población de Poblet). Lígula con lóbulo medio muy bajo y paraglosas medio-largas. Gula de tipo ancho, aproximadamente dos veces más larga que ancha, en algunos ejemplares sutura algo difusa. *Quetotaxia cefálica*: cinco pares de setas labrales (**s-l-m- s-m/m-s-m-l-s**), dos pares de setas clipeales (**l-s/s-l**), un par frontales, dos pares supraoculares (anterior y posterior),

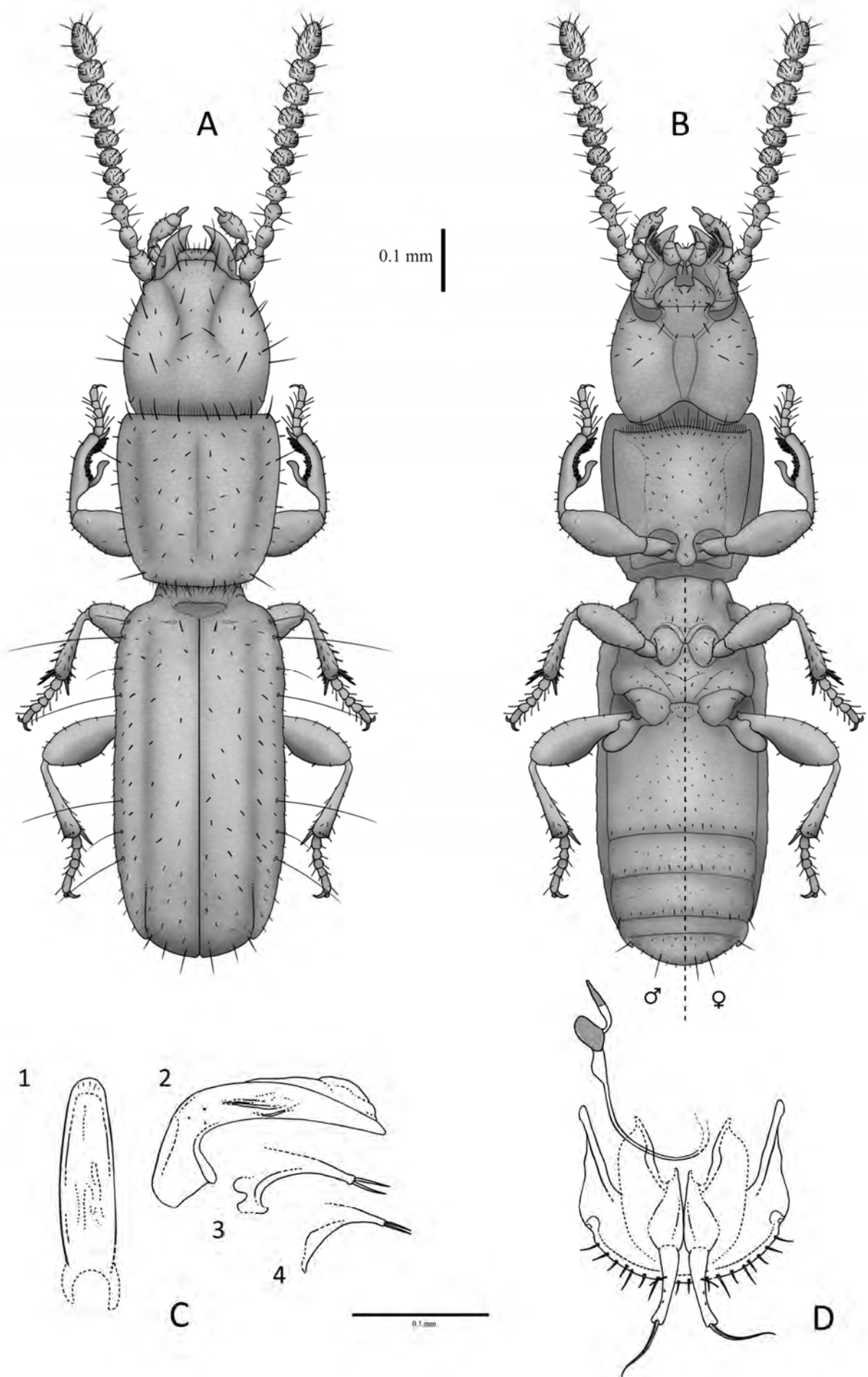


Fig. 62. *Typhlocharis diecki* Ehlers, 1883. A.- *Habitus* dorsal. B.- *Habitus* ventral. Escala: 0.1 mm. C.- Genitalia masculina: 1) edeago en vista dorsal, 2) edeago en vista lateral, 3) parámetro derecho, 4) parámetro izquierdo. D.- Genitalia femenina. Escala: 0.1 mm.

un par supraantenaes, dos pares de setas occipitales y un par de setas genales, además de pubescencia dispersa por toda la cápsula cefálica a excepción del cuello. Labio con un par de setas cerca de la base del diente medio, un par de setas largas cerca de la base de los epilobios, un par de setas muy cortas cerca del ápice de los epilobios y dos pares de setas muy cortas cerca de la sutura posterior. Prebasilar con dos pares de setas cerca del margen anterior (el par lateral mucho más largo) y dos pares de setas (el par lateral mucho más largo) en la región posterior, con una distribución irregular en distintos individuos. **TÓRAX** (Fig. 62 A y B): Pronoto subtrapezoidal, aproximadamente tan largo (0,26-0,27 mm) como ancho (0,26-0,27 mm), se estrecha notablemente en la parte posterior. Margen anterior más o menos recto, apenas crenulado, generalmente sin hiato medial, aunque aparece en algunos individuos (población de Sta. Cruz del Moncayo). Margen posterior suavemente curvado. Dentículos posteriores en los márgenes laterales muy leves, prácticamente ausentes. Superficie cubierta por microrreticulación subhexagonal. Disco aplanado, con una línea media y un par de surcos laterales longitudinales leves. *Quetotaxia*: un par de setas largas en el primer tercio de los márgenes laterales, un par de setas largas en los ángulos posteriores, una hilera de cuatro o cinco pares de setas [I-(I)-I-I-I/I-I-I-(I)-I] paralelas al margen anterior, dos o tres pares de setas paralelas al margen posterior [(s)-I-I/I-I-(s)], una hilera de setas pequeñas y finas regularmente distribuidas en los márgenes anterior y posterior, una hilera de setas cortas en los márgenes laterales y cuatro pares de hileras longitudinales irregulares de pubescencia corta en el disco, muy espaciada y rala. Sutura del proepisterno visible. Apófisis prosternal redondeada. Margen anterior del prosterno con una hilera de setas, largas y finas, y entre seis y ocho pares de setas cortas paralelas a ella. Prosterno cubierto de pubescencia dispersa, ausente en los proepisternos. Mesoepisternos apenas hundidos. Metaepisternos con un par de fosetas laterales profundas en ambos sexos. **ÉLITROS** (Fig. 62 A): aproximadamente dos veces más largos (0,53-0,56 mm) que anchos (0,25-0,27 mm), subparalelos. Márgenes laterales con 13-17 dentículos muy leves, apenas esbozados. Margen apical suavemente redondeado, con un par de dentículos apenas marcados, asociados a la 7ª estría. Ángulo humeral suave. Disco aplanado, con carenas longitudinales laterales asociadas a la 7ª estría, formando unos surcos apreciables en el margen apical. Superficie con microrreticulación subhexagonal irregular. Sin poros elitrales. Órgano transversal escutelar con margen recto, pero muy abierto, en “D”. Un par de “ojales” junto a la base de los élitros. *Quetotaxia*: serie umbilicada con un grupo anterior de cuatro setas y un grupo posterior de tres setas (4+3). Un par de setas escutelares. Sin setas discales. Cuatro o cinco pares de hileras longitudinales de pubescencia discal corta-media, escasa y espaciada. Un par de setas apical y dos pares de setas subapicales, de tamaño medio. Márgenes laterales orlados con una seta corta en cada dentículo. **PATAS** (Fig. 62 B): semejantes en ambos sexos. Profémur, protibia, mesofémur y mesotibia sin caracteres especiales. Solapa metacoxal suavemente redondeada. Metatrocánteres redondeados. Metafémures con una leve forma de “coma” o “maza”. Metatibias con la región distal poco dilatada. Lado interno de los fémures liso. Tarsos claramente pentámeros en todas las patas. Uñas curvadas, simples. **ABDOMEN** (Fig. 62 B): cubierto por microrreticulación irregular. Espacio intermetacoxal ancho. Fosetas ventrales muy tenues o inexistentes en ambos sexos. Último ventrito con un “cinturón” de microescultura escamosa y fina (cada escama con el borde fina e irregularmente serrado en ambos sexos), con un par de muescas laterales y un patrón de seis u ocho pares de setas en el margen posterior, con un marcado dimorfismo sexual: I-(s)-s-s-I-s-s/s-I-s-I-s-s-I. **GENITALIA MASCULINA** (Fig. 62 C 1-4): Edeago con un lóbulo medio falciforme, esbelto y bastante aplanado distalmente (longitud: 0,17 mm), más o menos recto en vista dorsal. Ápice “espatulado”, muy ancho y romo. Endofalo con escleritos alargados, en forma de varillas irregulares. Parámetros subtriangulares, con dos setas apicales de tamaño medio.

Esclerito anular (IX esterno abdominal) subtriangular-arqueado con margen apical espatulado, generalmente poco proyectado, bajo y romo (modelo 12, Fig. 55). **GENITALIA FEMENINA** (Fig. 62 D): según el modelo general descrito por VIGNA-TAGLIANTI (1972). Gonocoxitos tubulares robustos, con seta apical doble. Seta lateral en la parte media del gonocoxito, además de varios poros. Gonosubcoxitos apuntados, en forma “de lágrima”. Conducto espermatecal largo o muy largo, diferenciado en dos tramos: proximal, fino (0,003 mm de diámetro) y distal, grueso (0,010 mm de diámetro). Espermateca grande, ovoide muy característica (longitud 0,03 mm). Glándula espermatecal cónica (longitud: 0,02 mm), distalmente esclerotizada. Armadura genital (segmento abdominal/terguito VIII) con margen liso y redondeado, cubierto por una hilera de setas finas; proyecciones laterales de longitud media-larga, la membrana de la base del segmento se extiende a lo largo de la proyección.

Typhlocharis simoni* Ganglbauer, 1900 *Incertae sedis

- Typhlocharis Simoni* Ganglbauer: Ganglbauer, 1900: 183.
Typhlocharis Simoni Ganglbauer: De la Fuente, 1919: 84.
Typhlocharis Simoni Ganglbauer: De la Fuente & Morales, 1927: 163.
Typhlocharis Diecki Ehlers: Jeannel, 1937: 334.
Typhlocharis Diecki Ehlers: Jeannel, 1963: 83.
Typhlocharis ? simoni Ganglbauer: Jeanne, 1973: 98.
Typhlocharis simoni Ganglbauer: Español, 1974: 7.
Typhlocharis (s.str.) simoni Ganglbauer: Zaballos, 1983: 551.
?Typhlocharis simoni Ganglbauer: Zaballos & Ruíz-Tapiador, 1997: 106.
Typhlocharis simoni Ganglbauer: Zaballos & Jeanne, 1994: 53.
Incertae sedis Typhlocharis simoni Ganglbauer: Zaballos, 2003: 241.
Typhlocharis simoni Ganglbauer: Lorenz, 2005: 202.

Locus Typicus: Cartagena, Murcia, España

El caso de *T. simoni* sigue siendo una de las mayores incógnitas en el estudio del género *Typhlocharis*. GANGLBAUER (1900) menciona un ejemplar capturado por Simon en Cartagena, identificado por Reitter como *T. diecki*, indicando que en realidad es diferente a los *T. diecki* de Cascante descritos por EHLERS (1883). Propone el nombre de *T. simoni* para este ejemplar y JEANNEL (1936) señala que el tipo de esta especie: “Carthagéne (Simon in coll. Reitter, Mus. Budapest)”, está depositado en el Museo de Historia Natural de Budapest. ZABALLOS (1983), en la redescrición de *T. diecki*, menciona que la existencia y la ubicación del tipo de *T. simoni* es incierta ya que Gyöző Szél, conservador de dicho museo (ZABALLOS, *pers. comm.*) confirmó (en agosto de 1986) que el ejemplar no está en sus colecciones. Esto, junto a la búsqueda sin éxito del citado ejemplar en otras colecciones por J.P. Zaballos (NHM, MNHNP, NFB, NHMV), llevaron a la decisión de considerar formalmente a esta especie como *Incertae Sedis* en la última versión del Catalogue of Palaearctic Coleoptera (ZABALLOS, 2003). Müller-Motfeld, en julio de 1992, indicó a Zaballos (*pers. comm.*) que parte de los tipos de la colección Reitter se encuentran depositados en el Museo Nacional de Bosnia Herzegovina, en Sarajevo. Esto ha sido desmentido por el conservador DEJAN KULLIGER en diciembre de 2015 (*pers. comm.*), por lo que la ubicación de ese ejemplar sigue siendo desconocida y por lo tanto se mantiene el status de *Incertae Sedis* para *T. simoni*.

***Typhlocharis santschii* Normand, 1915**

Typhlocharis Santschii Normand: Normand, 1915:307-308.

Typhlocharis Santschii Normand: De la Fuente & Morales, 1927: 163.

Typhlocharis Santschii Normand: Jeannel, 1937: 334.

Typhlocharis Santschii Normand: Jeannel, 1963: 83.

Typhlocharis santschii Normand: Jeanne, 1973: 98.

Typhlocharis (s.str.) santschii Normand: Zaballos, 1983: 551.

Typhlocharis santschii Normand: Zaballos & Ruíz-Tapiador, 1997: 105.

Typhlocharis santschii Normand: Zaballos, 2003: 241.

Typhlocharis santschii Normand: Lorenz, 2005: 202.

Typhlocharis santschii Normand: Pérez-González & Zaballos, 2012: 51-53.

Locus Typicus: Kairouan, Túnez

Material estudiado:

COTIPO: 1♀ Sousse, TÚNEZ, 1922 (Coll. Bedel, MNHNP).

OTRO MATERIAL: 2♀♀ Sousse, TÚNEZ, 1930 (Coll. Guy Babault, MNHNP); 1♂, 2♀♀ Sousse, TÚNEZ, Dr. Normand (MNHNP); 1♀ Sousse, TÚNEZ, (Coll. Chobaut, MNHNP); 1♂, 1♀, Sousse, TÚNEZ, 1930, Dr. Normand (Coll. A. Sicard, MNHNP); 1♂, 1♀ Sousse, TÚNEZ, 1922, Dr. Normand (MNHNP); 1♂ Sousse, TÚNEZ, Dr. Normand, (Coll. Zaballos, UCM); 1♀ Sousse, TÚNEZ, (MNCN, Madrid, n° ref. 74552); 1♀ Kairouan, TÚNEZ (MNCN, Madrid, n° ref. 74551); 1♂ Kairouan, TÚNEZ (MFNB).

Diagnosis:

Coleóptero endógeo de pequeño tamaño, anoftalmo. Cuerpo estrecho y subrectangular cubierto de tegumento microrreticulado y pubescencia dispersa. Pedúnculo del tercer antenómero muy alargado. Depresión semilunar con un saliente asociado. Vértex con *pars stridens*. Pronoto rectangular, muy alargado, aproximadamente 1,3 veces más largo que ancho. Élitros con un par de dentículos, asociados a la 7ª estría. Serie umbilicada con siete setas (4+3), un par de setas escutelares y tres pares de discales. Edeago suavemente recurvado, con ápice muy ancho y redondeado y escleritos del endofalo en forma de varilla irregular. Genitalia femenina con gonocoxitos tubulares cortos y robustos, con seta lateral; espermoteca subcilíndrica (Fig. 63).

Descripción:

Longitud 1,25-1,41mm (machos), 1,22-1,46 mm (hembras). Insecto anoftalmo, despigmentado, de color amarillo pálido a marrón. Tegumento pubescente y microrreticulado (Fig. 63). **CABEZA** (Fig. 63 A y B): más ancha (0,26-0,31 mm) que larga (0,22-0,26 mm), con superficie microrreticulada (patrón subhexagonal). Órgano estridulador (*pars stridens*) en la región del vértex con estrías muy finas, en ambos sexos. Depresión semilunar posterolateral en ambos lados de la cápsula cefálica con un saliente o excrescencia asociada. Labro subrectangular, con márgenes suavemente redondeados y una zona triangular central más esclerotizada. Clípeo con margen anterior recto. Antenas moniliformes, con 11 antenómeros redondeados, progresivamente subcuadrados hacia la zona distal (**morfo 1**), el último piriforme. Pedúnculo del tercer antenómero muy largo (aproximadamente 1,02 veces la longitud del cuerpo del antenómero). *Sensilla coeloconica* (**sc**) del último antenómero con un patrón de una **sc** anterodorsal y una posterodorsal. **Sc** ventral en los antenómeros 5º y 6º sin confirmar. Ambas mandíbulas sin dientes terebrales. Labio sin características especiales, con un diente medio romo. Lígula con lóbulo medio muy bajo y paraglosas muy cortas. Gula de tipo ancho, aproximadamente dos veces más larga que ancha. *Quetotaxia cefálica*: cinco pares de setas labrales (**s-l-m-s-m/m-s-m-l-s**), dos pares de setas clipeales (**l-s/s-l**), un par de frontales, dos pares de supraoculares (anterior y posterior), un par de supraantenas, tres pares de occipitales y un par de setas genales, además de pubescencia dispersa. Labio con un par de setas cerca de la base del diente medio, un par de setas largas cerca de la base de los epilobios y dos pares de setas muy cortas cerca de la sutura posterior. Prebasilar con dos o tres pares de setas cerca del margen anterior (el par lateral mucho más largo) y dos pares de setas largas en la región posterior, con una distribución algo variable entre individuos. **TÓRAX** (Fig. 63 A y B): Pronoto rectangular, notablemente más largo (0,35-0,45 mm) que ancho (0,29-0,35 mm),

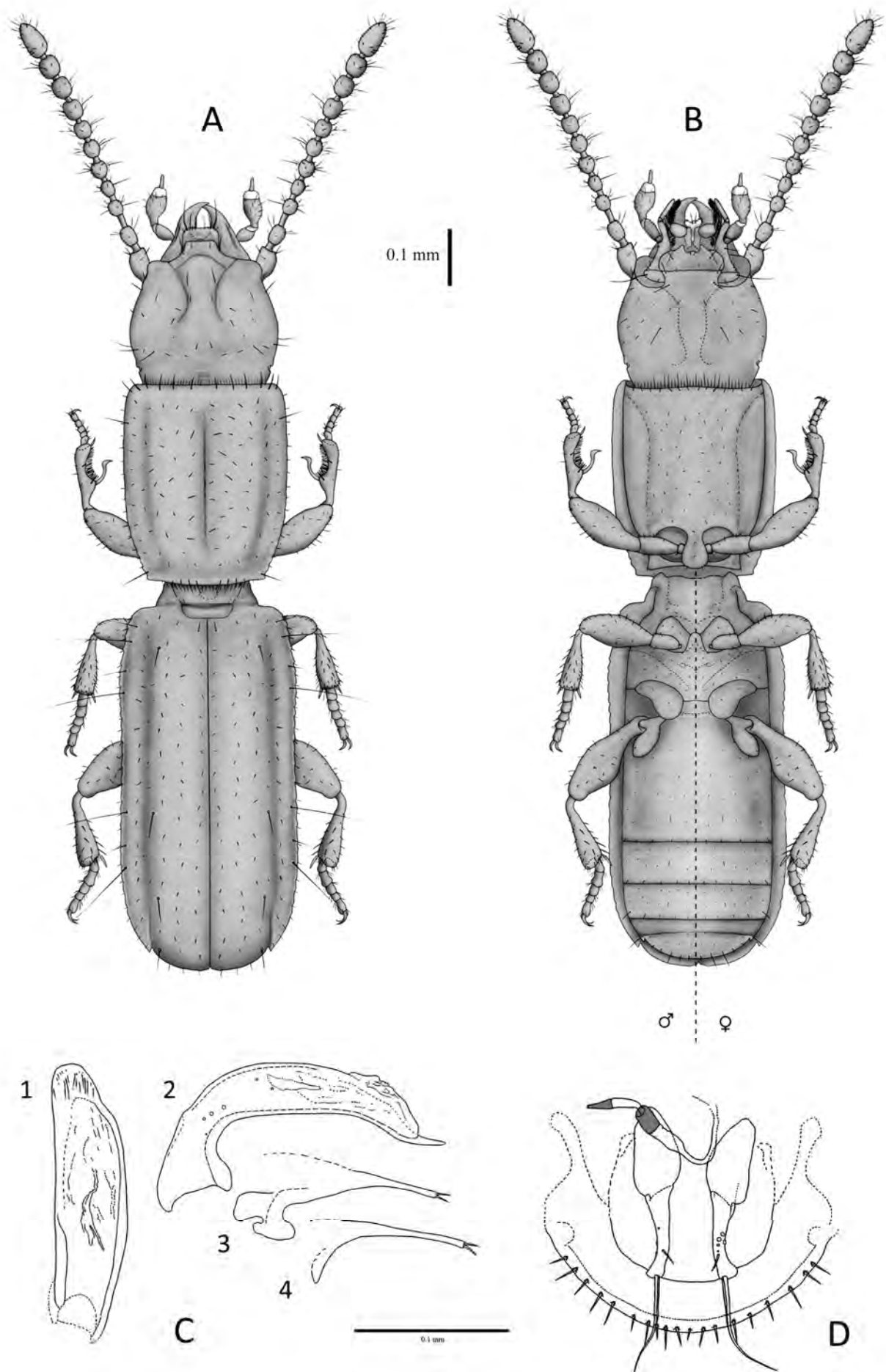


Fig. 63. *Typhlocharis santschii* Normand, 1915. A.- *Habitus* dorsal. B.- *Habitus* ventral. Escala: 0.1 mm. C.- Genitalia masculina: 1) eedeago en vista dorsal, 2) eedeago en vista lateral, 3) parámtero derecho, 4) parámtero izquierdo. D.- Genitalia femenina. Escala: 0.1 mm.

estrechado en la parte posterior. Margen anterior más o menos recto, con crenulación leve y un hiato medial aproximadamente tan ancho como tres espacios entre las setas adyacentes. Margen posterior suavemente curvado. Se intuyen tres o cuatro dentículos posteriores en los márgenes laterales, apenas esbozados. Superficie cubierta por microrreticulación subhexagonal. Disco aplanado, con una línea media y un par de surcos laterales longitudinales leves. *Quetotaxia*: un par de setas largas en el primer tercio de los márgenes laterales, un par de setas largas en los ángulos posteriores, una hilera de seis o siete pares de setas [1-(1)-1-1-1-1-1-1-1-1-1-1-(1)-1] paralelas al margen anterior, tres o cuatro pares de setas paralelas al margen posterior [(s)-s-1-1-1-1-s-(s)], una hilera de setas pequeñas y finas regularmente distribuidas en los márgenes anterior y posterior, una hilera de setas cortas en los márgenes laterales y cinco pares de hileras longitudinales irregulares de pubescencia larga en el disco. Sutura del proepisterno visible. Apófisis prosternal redondeada. Margen anterior del prosterno con una hilera de setas largas y finas y seis o siete pares de setas cortas paralelas a ella. Prosterno cubierto de pubescencia dispersa, ausente en los proepisternos. Mesoepisternos apenas hundidos (sin fosetas). Metaepisternos con fosetas suaves en ambos sexos, asociadas a la articulación de las patas. **ÉLITROS** (Fig. 63 A): aproximadamente 2,2 veces más largos (0,65-0,78 mm) que anchos (0,28-0,36 mm), subparalelos. Márgenes laterales con 20-25 dentículos muy leves, apenas esbozados. Margen apical suavemente redondeado, con un par de dentículos muy poco marcados, asociados a la 7ª estría. Disco aplanado, con carenas longitudinales laterales asociadas a la 7ª estría, formando unos surcos apreciables en el margen apical. Superficie con microrreticulación subhexagonal irregular. Sin poros elitrales. Órgano transversal escutelar con margen recto, bastante abierto, casi en “D”. Un par de “ojales” junto a la base de los élitros. *Quetotaxia*: serie umbilicada con un grupo anterior de cuatro setas y un grupo posterior de tres setas (4+3). Un par de setas escutelares. Tres pares de setas disciales, uno anterior y dos posteriores. Cinco o seis pares de hileras longitudinales de pubescencia discal corta. Setas apicales cortas, dos pares de setas subapicales largas. Márgenes laterales orlados con una seta corta en cada dentículo. **PATAS**: (Fig. 63 B) semejantes en ambos sexos. Profémur, protibia, mesofémur y mesotibia sin caracteres especiales. Solapa metacoxal suavemente redondeada. Metatrocánteres redondeados. Metafémures suavemente angulosos, con la parte proximal algo estrechada. Metatibias con la región distal muy dilatada. Lado interno de los fémures liso. Tarsos claramente pentámeros en todas las patas. Uñas curvadas, simples. **ABDOMEN**: (Fig. 63 B) cubierto por microrreticulación irregular. Espacio intermetacoxal ancho. Fosetas ventrales muy suaves en ambos sexos. Último ventrito con un “cinturón” de microescultura escamosa y fina (cada escama con el borde fina e irregularmente serrado en ambos sexos), margen posterior con un par de muescas laterales y un patrón de seis o siete pares de setas, con un marcado dimorfismo sexual: 1-(s)-s-s-1-s-s/s-1-s-1-s-s-1. **GENITALIA MASCULINA** (Fig. 63 C 1-4): Edeago con lóbulo medio recurvado (longitud: 0,18 mm), suavemente desviado a la derecha (en posición anatómica) en vista dorsal. Ápice “espatulado”, muy ancho y romo. Endofalo con escleritos alargados y engrosados en la parte proximal, en forma de varillas irregulares. Parámetros delgados y muy alargados, con dos setas apicales cortas. Esclerito anular (IX esterno abdominal) subtriangular-arqueado con margen apical suavemente espatulado, apenas proyectado, ancho y romo (modelo 12, Fig. 55). **GENITALIA FEMENINA** (Fig. 63 D): se ajusta al modelo general descrito por VIGNA-TAGLIANTI (1972). Gonocoxitos tubulares cortos, robustos, con seta apical doble. Una seta lateral en el tercio distal del gonocoxito, además de varios poros. Gonosubcoxitos romos. Conducto espermatecal medio, con dos tramos: uno proximal, fino (0,003 mm de diámetro) y uno distal, grueso (0,008 mm de diámetro). Espermateca subcilíndrica, en forma de tonel (longitud 0,018 mm). Glándula espermatecal tubular-cónica (longitud: 0,016 mm), distalmente

esclerotizada. Armadura genital (segmento abdominal/terguito VIII) con margen liso y redondeado, cubierto por una hilera de setas finas; proyecciones laterales de longitud media-corta, y suavemente ensanchadas en el extremo.

***Typhlocharis armata* Coiffait, 1969**

Typhlocharis armatus Coiffait: Coiffait, 1969: 56.

Typhlocharis armatus Coiffait: Jeanne, 1973: 98.

Typhlocharis armatus Coiffait: Español, 1974: 7.

Typhlocharis (s.str.) armatus Coiffait: Zaballos, 1983: 551.

Typhlocharis armatus Coiffait: Zaballos & Jeanne, 1994: 52.

Typhlocharis armatus Coiffait: Zaballos & Ruíz-Tapiador, 1997: 105.

Typhlocharis armata Coiffait: Zaballos, 2003: 241.

Typhlocharis armata Coiffait: Lorenz, 2005: 202.

Typhlocharis armata Coiffait: Zaballos & Pérez-González, 2010b: 223-227.

Locus Typicus: San Roque, Cádiz, España

Material estudiado:

HOLOTIPO: 1♀ San Roque (36° 12' N, 05° 23' O), Cádiz, ESPAÑA, 12-1960, H. Coiffait leg. (Coll. Coiffait, MNHNP).

PARATIPOS: 1♀ San Roque (sud) (36° 12' N, 05° 23' O), Cádiz, ESPAÑA, 12-1960, H. Coiffait leg. (Coll. Coiffait, MNHNP). 1♀ Guadiaro (36° 18' N, 05° 18' O), Cádiz, ESPAÑA, 12-1960, H. Coiffait leg. (Coll. Coiffait, MNHNP). 1♂ San Roque (sud) (36° 12' N, 05° 23' O), Cádiz, ESPAÑA, 12-1960, H. Coiffait leg. (Coll. J.P. Zaballos, UCM).

OTRO MATERIAL: 26♂♂ 26♀♀, Cortijo de Salomón, Tarifa (36° 15' N, 05° 23' O), Cádiz, ESPAÑA, 9-02-1997, J.P. Zaballos leg.; 10♂♂ 14♀♀, Jandac ez Zerara (35° 49' N, 05° 41' O), MARRUECOS, 10-02-1997, J.P. Zaballos leg.; 8♂♂ 12♀♀, Ksar-El-Kebir, 20 km E (34° 59' N, 05° 44' O), MARRUECOS, 11-02-1997, J.P. Zaballos leg.; 5♂♂ 4♀♀, Ksar-El-Kebir, 17 km E (34° 59' N, 05° 44' O), MARRUECOS, 11-02-1997, J.P. Zaballos leg.; 29♂♂ 36♀♀, Meknés- Sidi-Kacem (20 km N Meknés) (34° 03' N, 05° 38' O), MARRUECOS, 20-02-1999, J.P. Zaballos leg.; 1♀, 3 km N Sebt-Beni-Frassen (40 km NO Taza) (34° 24' N, 04° 22' O), MARRUECOS, 4-02-1998, J.P. Zaballos leg.; 1♀, 17 km SE Souk-El-Had-des-Oulad-Zbaïr (30 km SE Taza) (34° 14' N, 04° 27' O), MARRUECOS, 4-02-1998, 450 m, D.Wrase leg. (Coll. J.P. Zaballos). 2♂♂ (1046248, 1046249), 1♀ (1046250), 1? (CA90), Cortijo de Salomón, Tarifa (36° 15' N, 05° 22' O), Cádiz, ESPAÑA, 31-01-2010, 80 m, Andújar, Arribas & Lencina leg. (Coll. C. Andújar, NHM).

Diagnosis:

Coleóptero endógeo pequeño, anoftalmo, con cuerpo estrecho y paralelo con tegumento microrreticulado y pubescencia dispersa. Vértex con *pars stridens*. Élitros con órgano escutelar y ojales, sin setas discales, hay un par de setas escutelares. No hay dientes terminales en los élitros. Serie umbilicada con siete setas (4+3). Profémures marcadamente angulosos. Hembras con fosetas ventrales en el primer ventrito, ausentes en machos. Edeago falciforme, con escleritos del endofalo alargados e irregulares. Genitalia femenina con gonocoxitos tubulares largos y espermoteca subesférica irregular (Fig. 64).

Descripción:

Longitud 1,37-1,60 mm (machos), 1,46-1,75 mm (hembras). Insecto anoftalmo, despigmentado, de color castaño claro. Tegumento pubescente y microrreticulado (Fig. 64). **CABEZA** (Fig. 64 A y B): más ancha (0,29-0,38 mm) que larga (0,19-0,20 mm), con superficie cubierta de microrreticulación subhexagonal. Órgano estridulador (*pars stridens*) en la región del vértex, en ambos sexos. Depresión semilunar posterolateral en ambos lados de la cápsula cefálica. Labro subrectangular, con márgenes redondeados y una zona triangular central más esclerotizada. Clípeo con margen anterior recto. Antenas moniliformes, con 11 antenómeros redondeados, suavemente más cuadrados hacia la parte distal (**morfo 1**), el último piriforme. Tercer antenómero con pedúnculo corto. *Sensilla coeloconica* (**sc**) del último antenómero distribuidas en un patrón de tres **sc** anterodorsales y una posterodorsal. Una **sc** ventral en los antenómeros 5º y 6º. Mandíbula derecha con uno, a veces dos, dientes terebrales en el margen interno. Mandíbula izquierda sin dientes. Labio sin características especiales, con un diente medio romo. Lígula con lóbulo medio prominente y paraglosas muy largas. Gula de tipo ancho, aproximadamente dos veces más

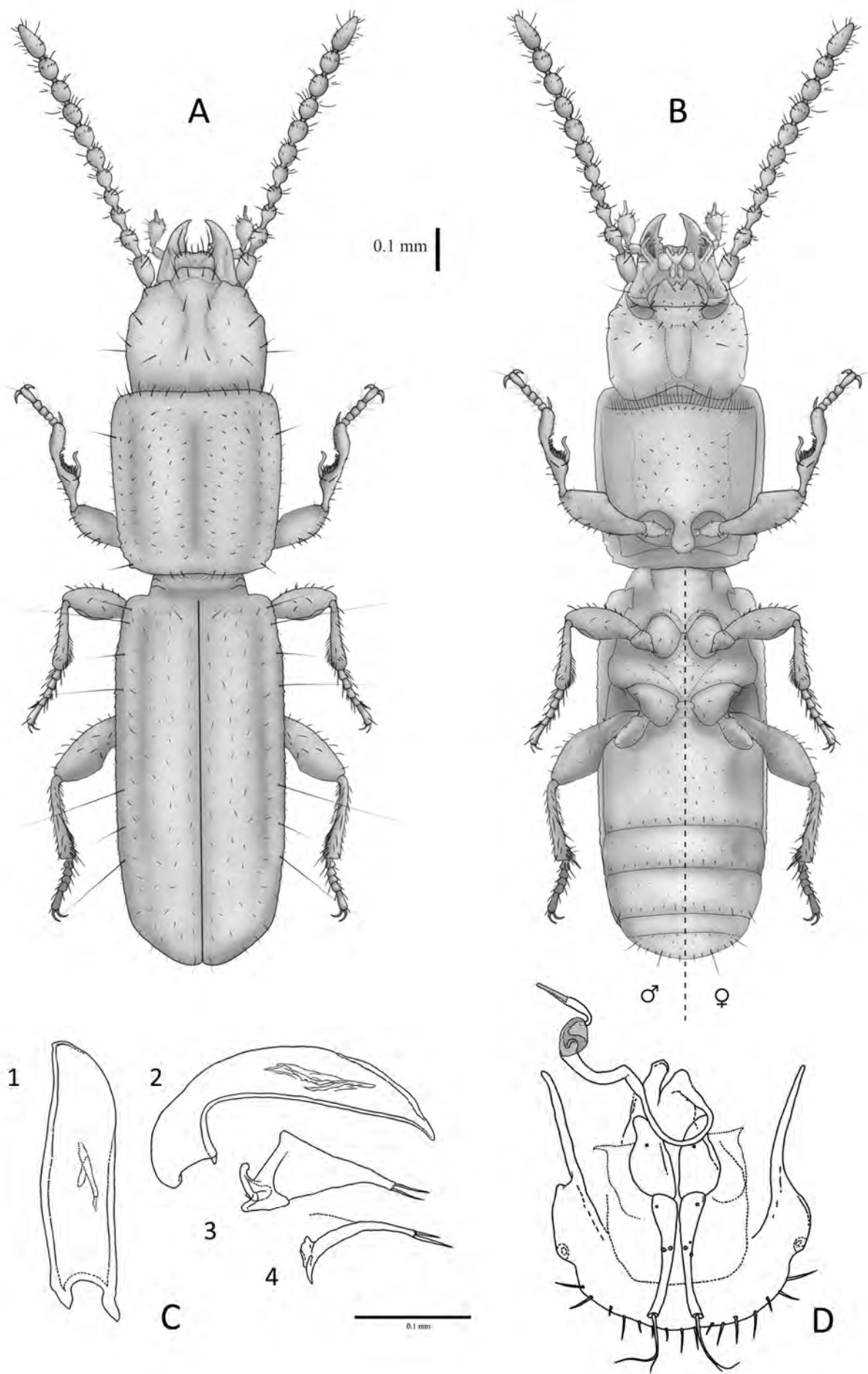


Fig. 64. *Typhlocharis armata* Coiffait, 1969. A.- *Habitus* dorsal. B.- *Habitus* ventral. Escala: 0.1 mm. C.- Genitalia masculina: 1) eedeago en vista dorsal, 2) eedeago en vista lateral, 3) parámero derecho, 4) parámero izquierdo. D.- Genitalia femenina. Escala: 0.1 mm.

patrón de seis o siete pares de setas, sin dimorfismo sexual significativo: **l-m-(s)-s-l-s-s/s-s-l-s-s-m-l**. **GENITALIA MASCULINA** (Fig. 64 C 1-4): Edeago con lóbulo medio falciforme (longitud: 0,25 mm), desviado a la derecha (orientado anatómicamente) en vista dorsal. Ápice subtriangular, corto y romo. Endofalo con escleritos alargados e irregulares. Parámetros subtriangulares, con dos setas apicales de tamaño medio. Esclerito anular (IX esterno abdominal) subtriangular con margen apical proyectado, progresivamente más estrecho y suavemente curvado en el extremo (modelo 1, Fig. 55). **GENITALIA FEMENINA** (Fig. 64 D): según el modelo general descrito por VIGNA-TAGLIANTI (1972). Gonocoxitos tubulares largos, con seta apical doble. Sin setas laterales, pero con varios poros en el gonocoxito. Gonosubcoxitos romos, redondeados. Conducto espermatecal medio-largo, con dos regiones: una proximal, fina (0,0036 mm de diámetro) y distal, gruesa (0,011 mm de diámetro). Espermateca subesférica irregular, con forma de “guisante seco” (longitud 0,03 mm). Glándula espermatecal tubular-cónica (longitud: 0,03 mm), distalmente esclerotizada. Armadura genital (segmento abdominal/terguito VIII) con margen liso y redondeado, cubierto por una hilera de setas finas; proyecciones laterales largas y finas.

***Typhlocharis quadridentata* (Coiffait, 1969)**

Microcharidius quadridentatus Coiffait: Coiffait, 1969: 58.

Typhlocharis quadridentatus Coiffait: Jeanne, 1973: 98.

Typhlocharis quadridentatus Coiffait: Español, 1974: 7.

Typhlocharis (Microcharidius) quadridentatus (Coiffait): Zaballo, 1983: 549.

Typhlocharis quadridentatus Coiffait: Zaballo & Jeanne, 1994: 52.

Typhlocharis quadridentatus Coiffait: Zaballo & Ruíz-Tapiador, 1997: 106.

Typhlocharis quadridentata Coiffait (*Microcharidius*): Zaballo, 2003: 241.

Typhlocharis quadridentata (Coiffait): Lorenz, 2005: 202.

Typhlocharis quadridentata Coiffait: Pérez-González & Zaballo, 2012: 53-56.

Typhlocharis quadridentata Coiffait: Aguiar & Serrano, 2013: 55.

Locus Typicus: Estoí, Algarve, Portugal

Material estudiado:

HOLOTIPO: 1♂ Estoí, Algarve, PORTUGAL, 3-1964, H. Coiffait leg. (MNHNP); **PARATIPO:** 1♂, Alportel, Algarve, PORTUGAL, 3-1964, H. Coiffait leg. (MNHNP).

OTRO MATERIAL: 4♂♂, 2♀♀ Santa Barbara de Nexe, Algarve, PORTUGAL, 19-02-1970, H. Coiffait leg. (MNHNP); 1♂, 2♀♀ Boliquíeme, Algarve, PORTUGAL, 11-1970, H. Coiffait leg. (MNHNP); 1♂, Santa Barbara de Nexe, Algarve, PORTUGAL, 12-02-1970, H. Coiffait leg. (Coll. J.P. Zaballo, UCM); 1♀ Moncarapacho, Algarve, PORTUGAL, 12-1965, H. Coiffait leg. (Coll. J.P. Zaballo, UCM).

Diagnosis:

Coleóptero endógeo muy pequeño, anoftalmo, con cuerpo estrecho y subrectangular cubierto de tegumento microrreticulado y pubescencia dispersa. Vértex sin *pars stridens*. Gula difusa, parcialmente fusionada a la cápsula cefálica. Pronoto subtrapezoidal, con dos pares de surcos longitudinales suavemente marcados. Élitros con denticulos muy leves, casi imperceptibles en la parte posterior. Ángulo humeral muy marcado, con una proyección dentiforme. Margen apical de los élitros con dos pares de denticulos muy fuertes y destacados (un par sutural y un par asociado a la 7ª estría). Sin setas disciales. Serie umbilicada con seis setas (4+2). Tarsos pentámeros en todas las patas. “Cinturón” abdominal con borde difuso e irregular, poco definido. Edeago falciforme, con escleritos del endofalo en forma de “α”. Genitalia femenina con gonocoxitos muy cortos y angulosos, “semiunguiformes”; espermateca subesférica (Fig. 65).

Descripción:

Longitud 0,97-1,11 mm (machos), 1,00-1,07 mm (hembras). Insecto anoftalmo, despigmentado, de color castaño claro. Tegumento pubescente y microrreticulado (Fig. 65). **CABEZA** (Fig. 65 A y B): más ancha (0,22-0,26 mm) que larga (0,20-0,24 mm), cubierta de microescultura subhexagonal. No presenta órgano estridulador (*pars stridens*). Depresión

semilunar posterolateral en ambos lados de la cápsula cefálica. Labro suavemente escotado, con márgenes redondeados y una zona triangular central más esclerotizada. Clípeo con margen anterior recto. Antenas moniliformes, con 11 antenómeros progresivamente subcuadrados en vista lateral (**morfo 1**), el último piriforme. Pedúnculo del tercer antenómero corto. Último antenómero con un patrón de *sensilla coeloconica* (**sc**) de dos **sc** anterodorsales y una posterodorsal. Una **sc** ventral en los antenómeros 5° y 6°. Mandíbula derecha con dos dientes terebrales. Mandíbula izquierda sin dientes, pero con un reborde cortante prominente. Labio con epilobios apuntados, separados por un amplio espacio en “U”, con un diente medio romo y bajo. Lígula con lóbulo medio prominente y paraglosas largas. Gula difusa, parcialmente fusionada a la cápsula cefálica (la sutura sólo es visible en los extremos proximal y distal). *Quetotaxia cefálica*: cinco pares de setas labrales (**s-l-m-s-m/m-s-m-l-s**), dos pares de clipeales (**l-s/s-l**), un par de frontales, dos pares de supraoculares (anterior y posterior), un par de supraantennales, tres pares de occipitales y un par de genales, además de pubescencia dispersa. Labio con un par de setas cerca de la base del diente medio, un par de setas largas cerca de la base de los epilobios, y un par, a veces dos, de setas muy cortas cerca de la sutura posterior. Prebasilar con un par de setas largas cerca del margen anterior, un par de setas cortas en la zona media y dos pares de setas (el par lateral mucho más largo) en la región posterior, con cierto grado de variación individual sobre este patrón básico. **TÓRAX** (Fig. 65 A y B): Pronoto subtrapezoidal, ligeramente más largo (0,26-0,30 mm) que ancho (0,25-0,29 mm), estrechado posteriormente. Margen anterior más o menos recto, apenas crenulado, con hiato medial (aproximadamente tan ancho como dos espacios entre las setas adyacentes). Margen posterior suavemente curvado. Cinco o seis dentículos posteriores en los márgenes laterales, romos e irregulares. Superficie cubierta por microrreticulación subhexagonal. Disco aplanado, con una línea media muy fuerte y dos pares de surcos laterales leves. *Quetotaxia*: un par de setas largas en el primer tercio de los márgenes laterales, un par de setas largas en los ángulos posteriores, una hilera de seis pares de setas [**l-l-l-l-l-l/l-l-l-l-l-l**] paralelas al margen anterior, cuatro pares de setas paralelas al margen posterior [**s-m-l-m/m-l-m-s**], una hilera de setas pequeñas y finas regularmente distribuidas en los márgenes anterior y posterior, una hilera de setas cortas en los márgenes laterales y aproximadamente cuatro pares de hileras longitudinales irregulares de pubescencia en el disco. Sutura del proepisterno difusa, no visible. Apófisis prosternal redondeada. Margen anterior del prosterno con una hilera de finas setas largas y entre cinco y seis pares de setas cortas paralelas a ella. Prosterno cubierto de pubescencia dispersa. Mesoepisternos con leves hundimientos, asociados a la articulación de la pata. Metaepisternos con un par de fosetas laterales bien marcadas en ambos sexos. **ÉLITROS** (Fig. 65 A): aproximadamente dos veces más largos (0,51-0,57 mm) que anchos (0,23-0,28 mm), subparalelos. Márgenes laterales con 17-20 dentículos, apenas marcados y progresivamente más leves, casi inapreciables tras el primer tercio. Margen apical suavemente redondeado, con dos pares de dentículos grandes y fuertemente marcados, un par asociado al final de la 7ª estría y el otro a la sutura media. Ángulo humeral muy marcado, formando una proyección dentiforme. Disco aplanado, con carenas longitudinales laterales asociadas a la 7ª estría, formando unos surcos apreciables en el margen apical. Superficie con microrreticulación subhexagonal irregular. Poros elitrales pequeños y dispersos, en 7ª estría, región escutelar y discal. Órgano transversal escutelar con margen recto. Un par de “ojales” cercanos a la base de los élitros. *Quetotaxia*: serie umbilicada con un grupo anterior de cuatro setas y un grupo posterior de dos setas (**4+2**). Un par de setas escutelares. Sin setas discales diferenciadas de la pubescencia discal, que es larga, distribuida en cinco pares de hileras longitudinales irregulares. Un par de setas apicales y dos pares de subapicales (el par lateral más largo), destacadas de la pubescencia circundante. Márgenes laterales orlados

con una seta corta en cada dentículo. **PATAS** (Fig. 65 B): semejantes en ambos sexos. Profémur, protibia, mesofémur y mesotibia sin caracteres especiales. Solapa metacoxal roma. Metatrocánteres redondeados. Metafémures sin caracteres especiales y metatibias con la región distal dilatada. Lado interno de los fémures liso. Tarsos pentámeros en todas las patas. Uñas curvadas, simples. **ABDOMEN** (Fig. 65 B): cubierto por microrreticulación irregular. Espacio intermetacoxal muy estrecho. Fosetas ventrales en el primer ventrito, leves, en ambos sexos. Último ventrito con microescultura escamosa y fina, cada escama con el borde fina e irregularmente serrado en ambos sexos, pero sin formar un “cinturón” abdominal definido (como en otras especies) sino irregular y difuso. Hay un par de muescas laterales y de seis a siete pares de setas en el margen posterior del último ventrito, con dimorfismo sexual: **l-(s)-s-s-l-s-s-l-(s)-l-s-s-(s)-l**. En las hembras, es característico que la segunda (**l**) y tercera (**s**) setas más cercanas a la zona media estén prácticamente superpuestas. **GENITALIA MASCULINA** (Fig. 65 C 1-4): Edeago con lóbulo medio falciforme (longitud: 0,16 mm), robusto y “alto” en la zona distal, lámina basal subrecta, suavemente curvada hacia abajo en la zona distal. En vista dorsal es más o menos recto, ápice subtriangular romo, con el margen derecho prominente, dando una característica apariencia de “punta de flecha” asimétrica. Endofalo con escleritos cortos y finos, dos piezas en forma de “α”. Parámetros subtriangulares, con dos setas apicales largas. Esclerito anular (IX esterno abdominal) subtriangular con margen apical proyectado, progresivamente más estrecho, extremo romo (modelo 7, Fig. 55). **GENITALIA FEMENINA** (Fig. 65 D): no acorde al modelo tubular descrito por VIGNA-TAGLIANTI (1972) ni a los modelos unguiformes descritos (ZABALLOS & WRASE, 1998; ANDÚJAR *et al.*, 2010; ORTUÑO & GILGADO, 2011). Gonocoxitos cortos y robustos, “semiunguiformes”, abruptamente curvados (casi en ángulo recto) en la zona distal, con una seta subapical larga y una seta asociada, muy corta. No se aprecian setas laterales, pero hay poros dispersos en el gonocoxito. Gonosubcoxitos más o menos redondeados, con la zona proximal poco esclerotizada y definida. Conducto espermatecal largo o muy largo, con dos regiones de distinto grosor, pero sin una transición clara entre ellas. Espermateca subesférica (longitud 0,012 mm). Glándula espermatecal tubular o cónica (longitud: 0,024 mm), distalmente esclerotizada. Armadura genital (segmento abdominal/terguito VIII) con margen liso y redondeado, cubierto por una hilera de setas finas, proyecciones laterales cortas.

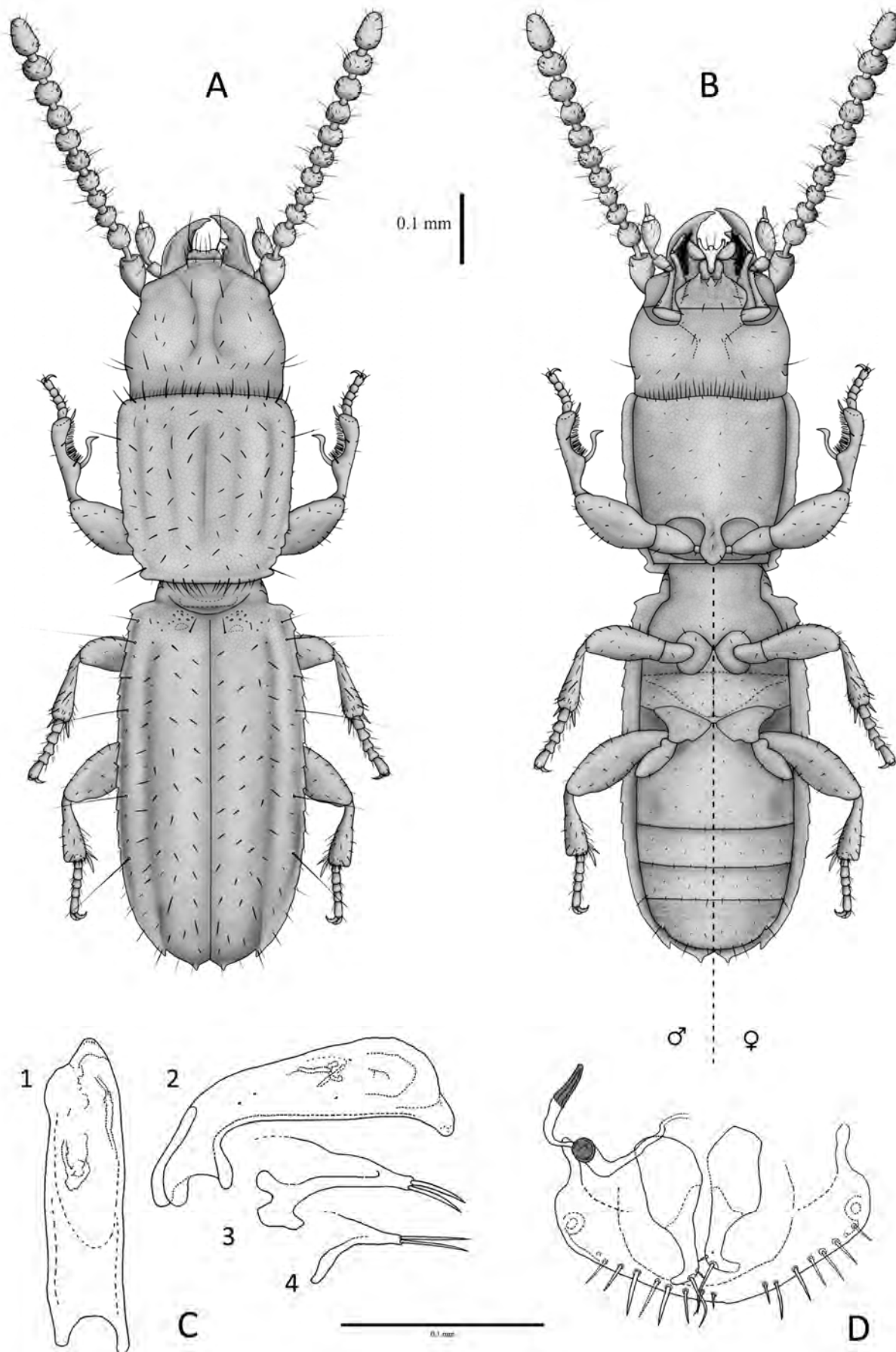


Fig. 65. *Typhlocharis quadridentata* (Coiffait, 1969). A.- *Habitus* dorsal. B.- *Habitus* ventral. Escala: 0.1 mm. C.- Genitalia masculina: 1) edeago en vista dorsal, 2) edeago en vista lateral, 3) parámero derecho, 4) parámero izquierdo. D.- Genitalia femenina. Escala: 0.1 mm.

***Typhlocharis algarvensis* Coiffait, 1971**

Typhlocharis algarvensis Coiffait: Coiffait, 1971: 465.

Typhlocharis algarvensis Coiffait: Jeanne, 1973: 98.

Typhlocharis algarvensis Coiffait: Español, 1974: 7.

Typhlocharis (s.str.) algarvensis Coiffait: Zaballos, 1983: 551.

Typhlocharis algarvensis Coiffait: Zaballos & Jeanne, 1994: 52.

Typhlocharis algarvensis Coiffait: Zaballos & Ruíz-Tapiador, 1997: 105.

Typhlocharis algarvensis Coiffait: Zaballos, 2003: 241.

Typhlocharis algarvensis Coiffait: Lorenz, 2005: 202.

Typhlocharis algarvensis Coiffait: Zaballos & Pérez-González, 2010a: 150-153.

Typhlocharis algarvensis Coiffait: Aguiar & Serrano, 2013: 52.

Locus Typicus: Almancil, Algarve, Portugal

Material estudiado:

HOLOTIPO: 1♂ Almancil N. (37° 05' N, 08° 01' O), Algarve, PORTUGAL, 02-1970, H. Coiffait leg. (Coll. Coiffait, MNHNP); **PARATIPOS:** 5♂♂, mismos datos que el holotipo (Coll. Coiffait, MNHNP); 2♂♂, Santa Barbara de Nexe (37° 05' N, 07° 58' O), Algarve, PORTUGAL, 18-02-1970, H. Coiffait leg. (Coll. Coiffait, MNHNP); 1♂, Boliquiéme (37° 07' N, 08° 09' O), Algarve, PORTUGAL, 02-1970, H. Coiffait leg. (Coll. Coiffait, MNHNP); 1♂, Boliquiéme (37° 07' N, 08° 09' O), Algarve, PORTUGAL, 02-1970, H. Coiffait leg. (Coll. J.P. Zaballos, UCM).

OTRO MATERIAL: 1♀, mismos datos que el holotipo, H. Coiffait leg. (Coll. Coiffait, MNHNP); 5♂♂, 5♀♀, Poço de Boliquiéme, Algarve, PORTUGAL, 30-3-1994, J.P. Zaballos leg. (Coll. J.P. Zaballos, UCM; Coll. I. Ruíz-Tapiador, Madrid).

Diagnosis:

Coleóptero endógeo, anoftalmo, con cuerpo estrecho y paralelo con tegumento microrreticulado y pubescencia dispersa. Vértex con *pars stridens*. Pronoto subcuadrado con márgenes laterales suavemente arqueados. Apófisis prosternal en forma de lengüeta. Élitros sin setas escutelares, con tres pares de setas discales. No hay dentículos apicales en los élitros. Serie umbilicada con ocho setas (4+4). Sin “cinturón” abdominal. Mesotibias de los machos con un pelo mesotibial largo en el margen interno. Edeago falciforme, con escleritos del endofalo irregulares, alargados y finos hacia atrás. Parámero derecho con setas apicales asimétricas, una pequeña y corta y otra larga en forma en sable. Genitalia femenina con gonocoxitos tubulares largos y arqueados; espermateca subesférica-subovoide (Fig. 66).

Descripción:

Longitud 1,55-1,90 mm (machos), 1,45-2,05 mm (hembras). Insecto anoftalmo, despigmentado, de color castaño claro. Tegumento pubescente y microrreticulado (Fig. 66). **CABEZA** (Fig. 66 A y B): más ancha (0,30-0,40 mm) que larga (0,20-0,27 mm), con microrreticulación subhexagonal. Órgano estridulador (*pars stridens*) en la región del vértex, en ambos sexos. Depresión semilunar posterolateral en ambos lados de la cápsula cefálica. Labro subrectangular, con márgenes redondeados y una zona triangular central más esclerotizada. Clípeo con margen anterior recto. Antenas moniliformes, con 11 antenómeros ovoides (**morfo 1**), el último piriforme. Pedúnculo del tercer antenómero no alargado. *Sensilla coeloconica* (**sc**) en el último antenómero distribuidas en un patrón de seis **sc** dorsales, arracimadas en forma de “t” invertida. Una **sc** ventral en los antenómeros 5º y 6º. Mandíbulas suavemente hipertrofiadas, grandes y curvadas, con ápices afilados; sin dientes, pero con un borde cortante bien desarrollado, más o menos proyectado “en solapa”. Labio sin características especiales, con un diente medio romo. Lígula con lóbulo medio muy prominente y paraglosas largas. Gula de tipo ancho, aproximadamente dos veces más larga que ancha. *Quetotaxia cefálica*: cinco o seis pares de setas labrales (**s-(s)-l-m-s-m/m-s-m-l-(s)-s**), dos pares de setas clipeales (**l-s/s-l**), un par de setas frontales, dos pares de setas supraoculares (anterior y posterior), un par de setas supraantenas, dos pares de setas occipitales y un par de setas genales, además de pubescencia dispersa. Labio con un par de setas cerca de la base del diente medio, un par de setas largas cerca de la base de los epilobios, y un par de setas muy cortas cerca de la sutura posterior. Prebasilar con dos pares de setas (el par lateral mucho más largo) cerca del margen anterior y dos pares de setas (el par lateral mucho más largo) en la región posterior, con una distribución

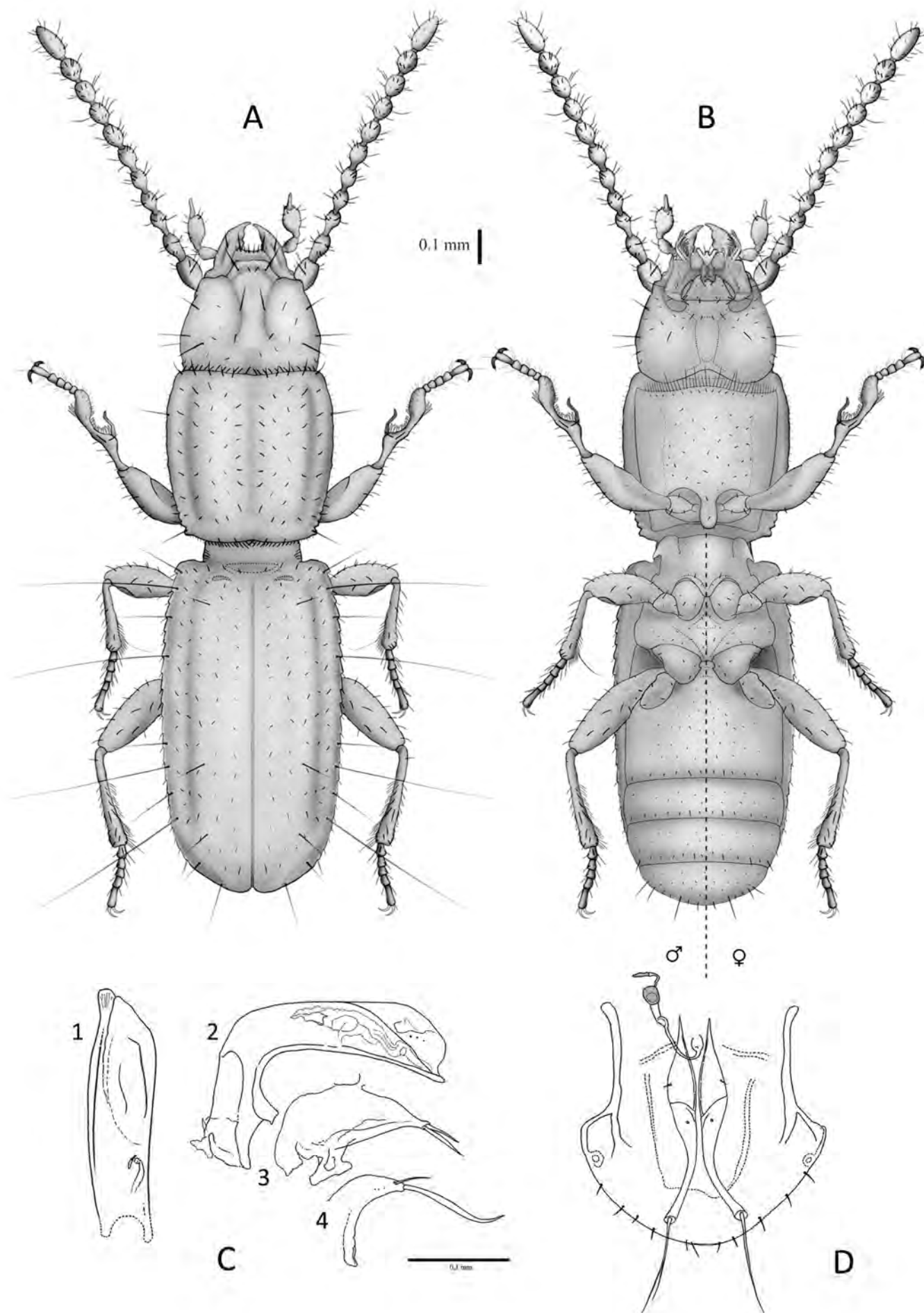


Fig. 66. *Typhlocharis algarvensis* Coiffait, 1971. A.- *Habitus* dorsal. B.- *Habitus* ventral. Escala: 0.1 mm. C.- Genitalia masculina: 1) eedeago en vista dorsal, 2) eedeago en vista lateral, 3) parámero derecho, 4) parámero izquierdo. D.- Genitalia femenina. Escala: 0.1 mm.

irregular en distintos individuos. **TÓRAX** (Fig. 66 A y B): Pronoto subcuadrado, ligeramente más largo (0,40-0,54 mm) que ancho (0,38-0,48 mm) un poco estrechado en la parte posterior. Margen anterior más o menos recto o suavemente curvado hacia atrás, levemente crenulado y con hiato medial (aproximadamente tan ancho como dos o tres espacios entre las setas adyacentes). Margen posterior sinuoso. Márgenes laterales suavemente arqueados, con dos o tres dentículos, romos e irregulares, cerca de los ángulos posteriores. Superficie cubierta por microrreticulación subhexagonal. Disco aplanado, con una línea media y un par de surcos laterales longitudinales leves. *Quetotaxia*: un par de setas largas en el primer tercio de los márgenes laterales, un par de setas largas en los ángulos posteriores, una hilera de cinco a seis pares de setas [I-(I)-I-I-I-I/I-I-I-I-(I)-I] paralelas al margen anterior, dos pares de setas paralelas al margen posterior [I-I/I-I], una hilera de setas pequeñas y finas regularmente distribuidas en los márgenes anterior y posterior, una hilera de setas cortas en los márgenes laterales y cinco pares de hileras longitudinales de pubescencia en el disco. Sutura del proepisterno visible. Apófisis prosternal estrecha y alargada, en forma de lengüeta. Margen anterior del prosterno con una hilera de setas largas y finas y entre seis y ocho pares de setas cortas paralelas a ella. Prosterno cubierto de pubescencia dispersa, ausente en los proepisternos. Mesoepisternos apenas hundidos (sin fosetas). Metaepisternos con un par de fosetas laterales profundas en ambos sexos, más marcadas en las hembras. **ÉLITROS** (Fig. 66 A): aproximadamente 1,8 veces más largos (0,80-1,05 mm) que anchos (0,41-0,57 mm), subparalelos. Márgenes laterales con 19-24 dentículos subtriangulares, progresivamente más leves hacia atrás. Margen apical suavemente redondeado, sin dentículos, pero con un par de surcos o lunetas apicales características; el final de la sutura media puede formar un ángulo más o menos pronunciado. Disco aplanado, con carenas longitudinales laterales asociadas a la 7ª estría sin alcanzar la zona apical. Superficie con microrreticulación subhexagonal irregular. Generalmente sin poros elitrales, puede verse alguno disperso a lo largo de la 7ª estría. Órgano transversal escutelar con margen recto. Un par de “ojales” junto a la base de los élitros. *Quetotaxia*: serie umbilicada formada por un grupo anterior y un grupo posterior de cuatro setas cada uno (4+4). Sin setas escutelares. Tres pares de setas discales (un par anterior, dos posteriores). Cinco o seis pares de hileras longitudinales de pubescencia discal corta e irregular. Dos pares de subapicales largas, par apical pubescente y corto. Márgenes laterales orlados con una seta corta en cada dentículo, siendo la correspondiente al último dentículo algo más grande que el resto. **PATAS** (Fig. 66 B): semejantes en ambos sexos. Profémur, protibia, mesofémur y mesotibia sin caracteres especiales. Solapa metacoxal suavemente redondeada. Metatrocánteres redondeados. Metafémures sin caracteres especiales y metatibias con la región distal apenas dilatada. Lado interno de los fémures liso o ligeramente escamoso. En los machos, aparece un pelo mesotibial, muy largo y fino, en posición subterminal interna. Tarsos claramente pentámeros en todas las patas. Uñas curvadas, con sección transversal ligeramente aplanada. **ABDOMEN** (Fig. 66 B): cubierto por microrreticulación irregular. Espacio intermetacoxal no ensanchado. Fosetas ventrales prácticamente ausentes en ambos sexos, muy leves en el segundo ventrito en las hembras. Último ventrito sin “cinturón” abdominal, sin muescas laterales y con un patrón dimórfico de seis o siete pares de setas en el margen posterior: I-I-s-s-I-s-m/s-I-s-s-I-I. **GENITALIA MASCULINA** (Fig. 66 C 1-4): Edeago con lóbulo medio falciforme (longitud: 0,25 mm), bastante alto en la zona distal y con una solapa redondeada; lámina basal suavemente arqueada; levemente desviado a la derecha (orientado anatómicamente) en vista dorsal. Ápice subtriangular, romo. Endofalo con piezas esclerotizadas subtriangulares horizontales, alargadas y finas hacia atrás. Parámetros subtriangulares, con dos setas apicales, asimétricas: una pequeña y fina y la otra muy larga, con forma de sable. Esclerito anular (IX esterno abdominal) subtriangular con una proyección apical bastante estrecha y larga (modelo 5, Fig. 55). **GENITALIA FEMENINA**

(Fig. 66 D): según el modelo general descrito por Vigna-Taglianti (1972). Gonocoxitos tubulares muy largos, bastante arqueados, con seta apical doble. Sin setas laterales, pero con varios poros en el gonocoxito. Gonosubcoxitos agudos, en punta. Conducto espermatecal largo, con un tramo proximal, fino (0,0025 mm de diámetro) y distal, grueso (0,015 mm de diámetro). Espermateca subesférica-subovoide (longitud 0,02 mm). Glándula espermatecal tubular (longitud: 0,045 mm), distalmente esclerotizada. Armadura genital (segmento abdominal/terguito VIII) con margen liso y redondeado, cubierto por una hilera de setas finas; proyecciones laterales muy largas y finas.

***Typhlocharis besucheti* Vigna-Taglianti, 1972**

Typhlocharis besucheti Vigna-Taglianti: Vigna-Taglianti, 1972: 149.

Typhlocharis besucheti Vigna-Taglianti: Español, 1974: 7.

Typhlocharis (s.str.) *besucheti* Vigna-Taglianti: Zaballos, 1983: 551.

Typhlocharis besucheti Vigna-Taglianti: Zaballos & Jeanne, 1994: 52.

Typhlocharis besucheti Vigna-Taglianti: Zaballos & Ruíz-Tapiador, 1997: 105.

Typhlocharis besucheti Vigna-Taglianti: Zaballos, 2003: 241.

Typhlocharis besucheti Vigna-Taglianti: Lorenz, 2005: 202.

Locus Typicus: Puerto de la Ragua, Granada, España

Material estudiado:

PARATIPO: 1 ♀, Puerto de la Ragua, Granada, ESPAÑA, 14-05-1960, 2000-2100 m, C. Besuchet leg. (MHNG).

OTRO MATERIAL: 8 ♂♂, 8 ♀♀, Puerto de la Ragua (37° 06' N, 03° 01' O), Sierra Nevada, Granada, ESPAÑA, 23-03-1997, 2100 m, J.P. Zaballos leg. (Coll. J.P. Zaballos, UCM).

Diagnosis:

Coleóptero endógeo de pequeño tamaño, anoftalmo, con cuerpo estrecho y subrectangular cubierto de tegumento microrreticulado y pubescencia dispersa. Vértex con *pars stridens*. Élitros con denticulos de los márgenes bien definidos. Órgano transversal escutelar suavemente curvado o subtriangular. Margen apical con un par de denticulos suturales y microdenticulos. Serie umbilicada con siete setas (4+3). Fémures con margen interno rugoso. Metatibias dilatadas distalmente. Edeago falciforme, con escleritos del endofalo en forma de varilla doble. Genitalia femenina con gonocoxitos tubulares, con seta lateral; espermateca ovoide (Fig. 67).

Descripción:

Longitud 1,51-158 mm (machos), 1,49-1,53 mm (hembras). Insecto anoftalmo, despigmentado, de color castaño claro. Tegumento pubescente y microrreticulado (Fig. 67). **CABEZA** (Fig. 67 A y B): más ancha (0,33-0,34 mm) que larga (0,23-0,29 mm), con superficie microrreticulada (patrón subhexagonal). Órgano estridulador (*pars stridens*) en la región del vértex, en ambos sexos. Depresión semilunar posterolateral en ambos lados de la cápsula cefálica. Labro subrectangular, con márgenes suavemente redondeados y una zona triangular central más esclerotizada. Clípeo con margen anterior recto. Antenas moniliformes, con 11 antenómeros progresivamente subcuadrados hacia la parte distal (**morfo 1**), el último piriforme. Pedúnculo del tercer antenómero moderadamente alargado (aproximadamente 0,71 veces la longitud del cuerpo del antenómero). El patrón de *sensilla coeloconica* (**sc**) en el último antenómero consiste en tres **sc** anterodorsales y una posterodorsal. Una **sc** ventral en los antenómeros 5º y 6º. Mandíbulas sin dientes, la mandíbula derecha suele presentar un borde interno suavemente en solapa. Labio con un diente medio romo, epilobios levemente angulosos o truncados. Lígula con lóbulo medio muy bajo y paraglosas largas. Gula de tipo ancho, aproximadamente dos veces más larga que ancha. *Quetotaxia cefálica*: cinco pares de setas labrales (**s-l-m-s-m/m-s-m-l-s**), dos pares de setas clipeales (**l-s/s-l**), un par frontales, dos pares supraoculares (anterior y

posterior), un par supraantenas, dos pares de setas occipitales y un par de setas genales, además de pubescencia dispersa. Labio con un par de setas cerca de la base del diente medio, un par de setas largas cerca de la base de los epilobios, un par de setas muy cortas cerca del ápice de los epilobios y dos pares de setas muy cortas cerca de la sutura posterior. Prebasilar con un par de setas laterales cerca del margen anterior y dos pares de setas (el par lateral mucho más largo) en la región posterior, variable en distintos individuos.

TÓRAX (Fig. 67 A y B): Pronoto subcuadrado, apenas más largo (0,42-0,45 mm) que ancho (0,38-0,40 mm) poco estrechado en la parte posterior. Márgenes anterior y posterior suavemente sinuosos. Margen anterior apenas crenulado, con hiato medial (aproximadamente tan ancho como dos espacios entre las setas adyacentes). Entre dos y cuatro dentículos posteriores en los márgenes laterales, romos e irregulares. Superficie cubierta por microrreticulación subhexagonal. Disco aplanado, con una línea media y un par de surcos laterales longitudinales leves. *Quetotaxia*: un par de setas largas en el primer tercio de los márgenes laterales, un par de setas largas en los ángulos posteriores, una hilera de seis pares de setas [l-l-l-l-l-l/l-l-l-l-l-l] paralelas al margen anterior, dos o tres pares de setas paralelas al margen posterior [m-(l)-l-(l)-m], una hilera de setas pequeñas y finas regularmente distribuidas en los márgenes anterior (gruesas) y posterior (finas), una hilera de setas cortas en los márgenes laterales y cinco pares de hileras longitudinales irregulares de pubescencia desigual en el disco. Sutura del proepisterno visible. Apófisis prosternal redondeada, aunque algo angulosa. Margen anterior del prosterno con una hilera de setas largas y finas y entre seis y ocho pares de setas cortas paralelas a ella. Prosterno cubierto de pubescencia dispersa, ausente en los proepisternos. Mesoepisternos apenas hundidos. Metaepisternos con un par de fosetas laterales bien definidas en ambos sexos.

ÉLITROS (Fig. 67 A): aproximadamente dos veces más largos (0,82-0,86 mm) que anchos (0,40-0,43 mm), subparalelos. Márgenes laterales con 22-25 dentículos, bien definidos, progresivamente más leves hacia atrás, pero marcados en toda su longitud. Margen apical suavemente redondeado, con un par de dentículos asociados a la sutura media; también presenta una serie de rugosidades escamosas (microdentículos). Ángulo humeral marcado. Disco aplanado, con carenas longitudinales laterales asociadas a la 7ª estría, sin alcanzar la zona apical. Superficie con microrreticulación subhexagonal irregular. Poros elitrales apenas visibles, dispersos en la 7ª estría, región escutelar y disco. Órgano transversal escutelar con margen suavemente curvado o subtriangular. Un par de “ojales” junto a la base de los élitros. *Quetotaxia*: serie umbilicada con un grupo anterior de cuatro setas y un grupo posterior de tres setas (4+3). Un par de setas escutelares. Sin setas discales. Cinco pares de hileras longitudinales de pubescencia discal corta. Orla apical con tres o cuatro pares de setas largas. Márgenes laterales orlados con una seta corta en cada dentículo.

PATAS (Fig. X B): semejantes en ambos sexos. Profémur, protibia, mesofémur y mesotibia sin caracteres especiales. Solapa metacoxal suavemente redondeada. Metatrocánteros redondeados. Metafémures sin caracteres especiales. Metatibias con la región distal fuertemente dilatada. Lado interno de los fémures muy rugoso, con pequeñas protuberancias escamosas. Tarsos claramente pentámeros en todas las patas. Uñas curvadas, simples.

ABDOMEN (Fig. 67 B): cubierto por microrreticulación irregular. Espacio intermetacoxal no ensanchado. Fosetas ventrales muy leves o ausentes, en ambos sexos. Último ventrito con un “cinturón” de microescultura escamosa y fina (cada escama con el borde fina e irregularmente serrado en ambos sexos), margen posterior sin muescas laterales y con un patrón de cinco o seis pares de setas, sexualmente dimórfico: l-(s)-s-s-l-s-s/m-(s)-l-(s)-s-s-l.

GENITALIA MASCULINA (Fig. 67 C 1-4): Edeago con lóbulo medio falciforme (longitud: 0,25 mm), desviado a la derecha (orientado anatómicamente) en vista dorsal. Ápice subtriangular, romo. Endofalo con escleritos alargados, en forma de doble varilla. Parámetros subtriangulares, con dos setas apicales de tamaño medio. Esclerito

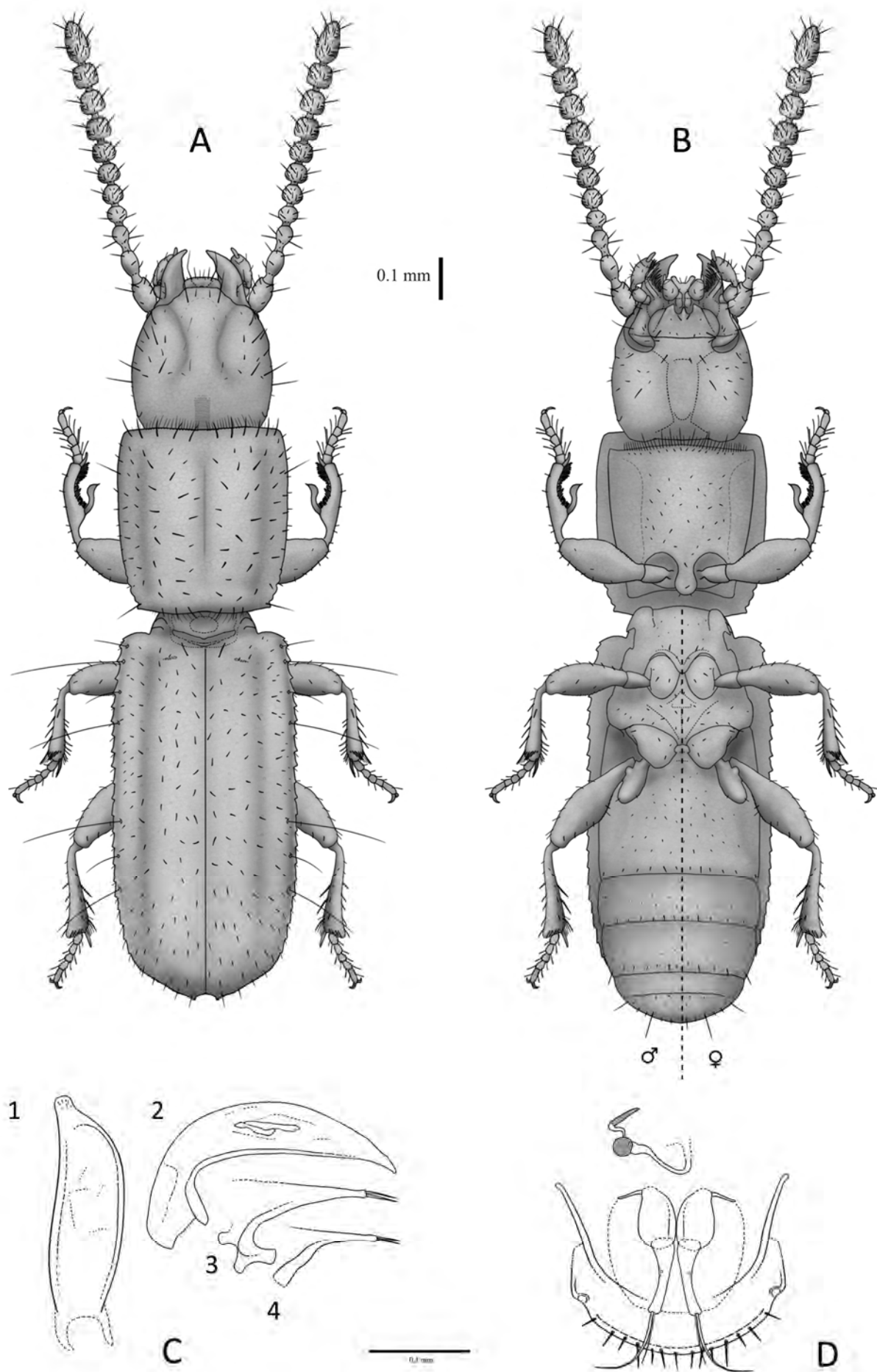


Fig. 67. *Typhlocharis besucheti* Vigna-Taglianti, 1972. A.- *Habitus* dorsal. B.- *Habitus* ventral. Escala: 0.1 mm. C.- Genitalia masculina: 1) edeago en vista dorsal, 2) edeago en vista lateral, 3) parámero derecho, 4) parámero izquierdo. D.- Genitalia femenina. Escala: 0.1 mm.

anular (IX esterno abdominal) subtriangular-arqueado con margen apical suavemente proyectado, se curva levemente en el extremo (modelo 1, Fig. 55). **GENITALIA FEMENINA** (Fig. 67 D): Genitalia femenina según el modelo general descrito por VIGNA-TAGLIANTI (1972). Gonocoxitos tubulares, con seta apical doble. Sin setas laterales, pero con varios poros. Gonosubcoxitos romos, redondeados. Conducto espermatecal corto-medio, con dos tramos poco diferenciados, se ensancha gradualmente hacia distal. Espermateca ovoide, alargada (visto en la hembra paratipo) o subesférica (visto en otras hembras) (longitud 0,019 mm). Glándula espermatecal tubular-cónica (longitud: 0,029 mm), distalmente esclerotizada. Armadura genital (segmento abdominal/terguito VIII) con margen liso y redondeado, cubierto por una hilera de setas finas; proyecciones laterales largas y finas.

***Typhlocharis outereloi* Novoa, 1978**

Typhlocharis (Microcharidius) outereloi Novoa: Novoa, 1978: 177-180.

Typhlocharis (Microcharidius) outereloi Novoa: Zaballos, 1983: 549.

Typhlocharis outereloi Novoa: Zaballos & Jeanne, 1994: 52.

Typhlocharis outereloi Novoa: Zaballos & Ruíz-Tapiador, 1997: 106.

Typhlocharis outereloi Novoa: Zaballos, 2003: 241.

Typhlocharis outereloi Novoa: Lorenz, 2005: 202.

Locus Typicus: Guadalix de la Sierra, Madrid, España

Material estudiado:

PARATIPO: 1♂, Guadalix de la Sierra, Madrid, ESPAÑA, 24-08-1977, R. Outerelo leg. (Coll. J.P. Zaballos, UCM).

OTRO MATERIAL: 2♂♂, 2♀♀, misma localidad, 16-03-1988, J.P. Zaballos leg.; 2♂♂, 2♀♀, misma localidad, 8-10-1989, 800 m, R. Outerelo leg. (Coll. J.P. Zaballos, UCM). 3♂♂ (1424395, 1424397, 1424412), 2♀♀ (1424394, 1424396), Tortuero (0,4 km, SO) (40° 56' N, 03° 21' O), Guadalajara, ESPAÑA, 29-04-2014, 922 m, J.P. Zaballos & S. Pérez leg. (Coll. C. Andújar, NHM).

Diagnosis:

Coleóptero endógeo de pequeño tamaño, anoftalmo, con cuerpo estrecho y subrectangular cubierto de tegumento microrreticulado y pubescencia dispersa. Vértex con *pars stridens*. Lígula con lóbulo medio muy bajo y paraglosas cortas. Élitros con denticulos de los márgenes bien definidos. Margen apical con un par de denticulos, muy pequeños o casi ausentes, asociados a la quilla apical de la 7ª estría. Serie umbilicada con seis setas (4+2); dos pares de setas discales. Pelo mesotibial de tamaño medio, en ambos sexos. Edeago falciforme, con ápice ancho y redondeado y escleritos del endofalo irregulares, aproximadamente en "C". Parámero izquierdo muy largo y esbelto. Genitalia femenina con gonocoxitos tubulares, con seta lateral; espermateca subesférica irregular (Fig. 68).

Descripción:

Longitud 1,07-1,18 mm (machos), 1,12-1,15 mm (hembras). Insecto anoftalmo, despigmentado, de color amarillo pálido a marrón. Tegumento pubescente y microrreticulado (Fig. 68). **CABEZA** (Fig. 68 A y B): más ancha (0,23-0,25 mm) que larga (0,20-0,22 mm), con superficie microrreticulada (patrón subhexagonal). Órgano estridulador (*pars stridens*) en la región del vértex, en ambos sexos. Depresión semilunar posterolateral en ambos lados de la cápsula cefálica. Labro subrectangular, con una zona triangular central más esclerotizada. Clípeo con margen anterior recto. Antenas moniliformes, con 11 antenómeros subcuadrados (**morfo 1**), el último piriforme. Pedúnculo del tercer antenómero corto. Patrón de *sensilla coeloconica* (**sc**) en el último antenómero con dos **sc** anterodorsales y una posterodorsal. Una **sc** ventral en los antenómeros 5º y 6º. Mandíbula derecha con uno o dos (población de Tortuero) dientes terebrales pequeños, mandíbula izquierda sin dientes. Labio sin características especiales, con un diente medio romo. Lígula con lóbulo medio muy bajo y paraglosas cortas. Gula de

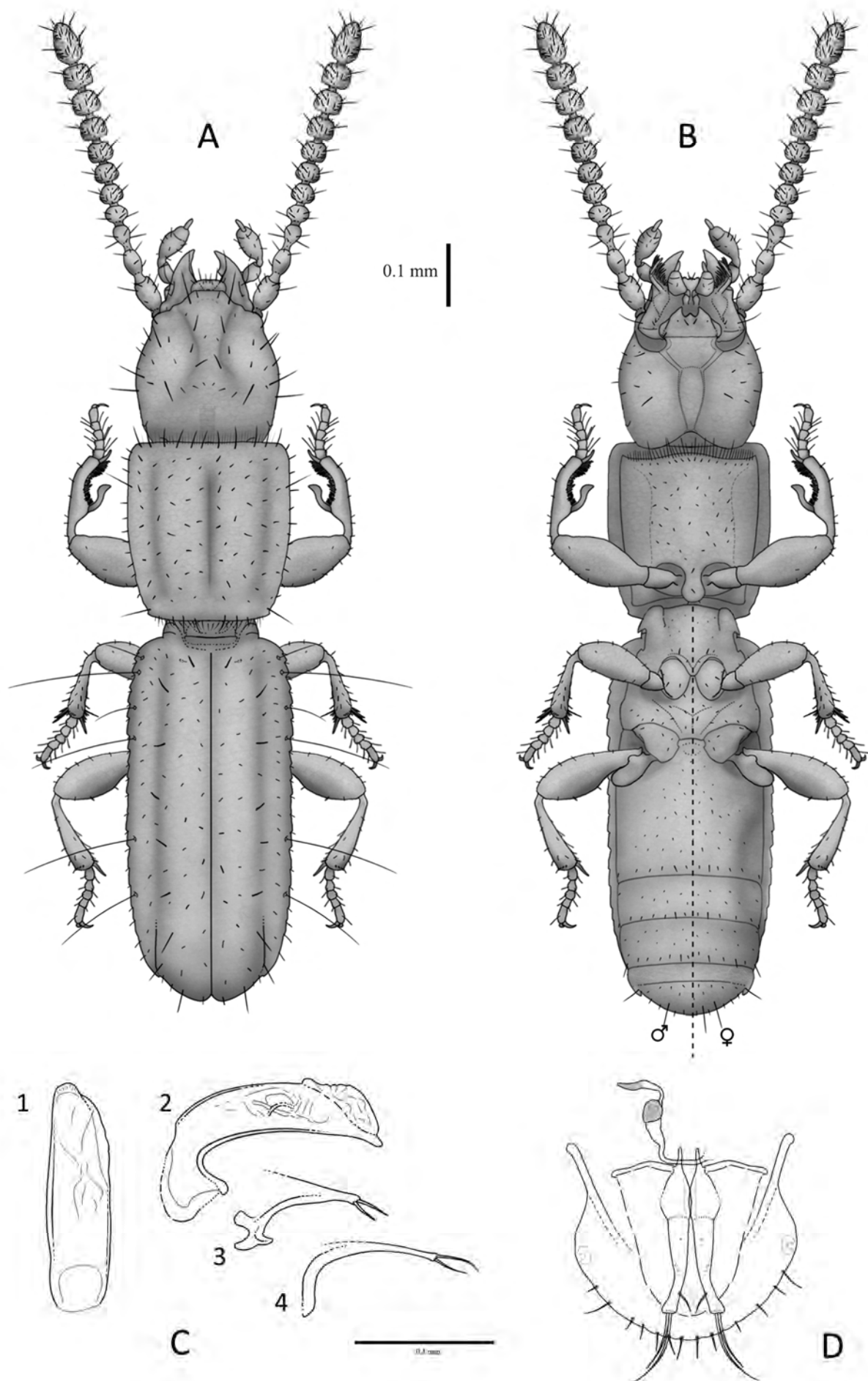


Fig. 68. *Typhlocharis outerelei* Novoa, 1978. A.- *Habitus* dorsal. B.- *Habitus* ventral. Escala: 0.1 mm. C.- Genitalia masculina: 1) eedeago en vista dorsal, 2) eedeago en vista lateral, 3) parámtero derecho, 4) parámtero izquierdo. D.- Genitalia femenina. Escala: 0.1 mm.

tipo ancho, aproximadamente dos veces más larga que ancha, en algunos ejemplares sutura algo difusa. *Quetotaxia cefálica*: cinco pares de setas labrales (**s-l-m-s-m/m-s-m-l-s**), dos pares de setas clipeales (**l-s/s-l**), un par frontales, dos pares supraoculares (anterior y posterior), un par supraantenas, dos pares de setas occipitales y un par de setas genales, además de pubescencia dispersa. Labio con un par de setas cerca de la base del diente medio, un par de setas largas cerca de la base de los epilobios, un par de setas muy cortas cerca del ápice de los epilobios y un par de setas muy cortas cerca de la sutura posterior. Prebasilar con dos pares de setas cerca del margen anterior (el par lateral mucho más largo) y dos pares de setas (el par lateral mucho más largo) en la región posterior, con una distribución irregular en distintos individuos. **TÓRAX** (Fig. 68 A y B): Pronoto subtrapezoidal, más largo (0,28-0,32 mm) que ancho (0,26-0,30 mm), estrechado en la parte posterior. Margen anterior más o menos recto, apenas crenulado, generalmente sin hiato medial, pero aparece en algunos individuos (población de Tortuero). Margen posterior suavemente curvado. Dos o tres dentículos posteriores en los márgenes laterales apenas esbozados, romos e irregulares, prácticamente ausentes en algunos individuos. Superficie cubierta por microrreticulación subhexagonal. Disco aplanado, con una línea media y un par de surcos laterales longitudinales leves. *Quetotaxia*: un par de setas largas en el primer tercio de los márgenes laterales, un par de setas largas en los ángulos posteriores, una hilera de cinco o seis pares de setas [**l-(l)-l-l-l-l/l-l-l-l-(l)-l**] paralelas al margen anterior, dos o tres pares de setas paralelas al margen posterior [(**s**)-**l-l-l-l**-(**s**)], una hilera de setas pequeñas y finas regularmente distribuidas en los márgenes anterior y posterior, una hilera de setas cortas en los márgenes laterales y cuatro o cinco pares de hileras longitudinales irregulares de pubescencia corta en el disco, poco densa y muy dispersa. Sutura del proepisterno visible. Apófisis prosternal redondeada. Margen anterior del prosterno con una hilera de setas largas y finas y entre seis y ocho pares de setas cortas paralelas a ella. Prosterno cubierto de pubescencia dispersa, ausente en los proepisternos. Mesoepisternos con un par de fosetas suaves, asociadas a la articulación de las patas. Metaepisternos con un par de fosetas laterales, suaves en machos, profundas y bien marcadas en hembras. **ÉLITROS** (Fig. 68 A): aproximadamente dos veces más largos (0,58-0,64 mm) que anchos (0,26-0,29 mm), subparalelos. Márgenes laterales con 18-23 dentículos bien marcados, progresivamente más leves hacia atrás. Margen apical suavemente redondeado, con un par de dentículos apenas insinuados, asociados a la quilla terminal de la 7ª estría. Ángulo humeral suave. Disco aplanado, con carenas longitudinales laterales asociadas a la 7ª estría, formando unos surcos apreciables en el margen apical. Superficie con microrreticulación subhexagonal. Órgano transversal escutelar con margen posterior recto. Un par de “ojales” junto a la base de los élitros, pequeños y atrofiados. *Quetotaxia*: serie umbilicada con un grupo anterior de cuatro setas y un grupo posterior de dos setas (**4+2**). Un par de setas escutelares. Dos pares de setas discales (anterior y posterior). Cuatro o cinco pares de hileras longitudinales de pubescencia discal corta-media, además de numerosas setas largas en la tercera hilera, que se confunden con las discales. Par apical corto; hay un par subapical largo. Márgenes laterales orlados con una seta corta en cada dentículo. **PATAS** (Fig. 68 B): semejantes en ambos sexos. Profémur, protibia, mesofémur y mesotibia sin caracteres especiales. Solapa metacoxal suavemente redondeada. Metatrocánteros redondeados. Metafémures sin caracteres especiales. Metatibias mazudas, en forma de “basto”, gruesas pero apenas dilatadas distalmente. Lado interno de los fémures liso. Pelo mesotibial de tamaño medio en ambos sexos. Tarsos claramente pentámeros en todas las patas. Uñas curvadas, simples. **ABDOMEN** (Fig. 68 B): cubierto por microrreticulación irregular. Espacio intermetacoxal ancho. Hembras con fosetas ventrales leves y alargadas; ausentes en machos. Último ventrito con un “cinturón” de microescultura escamosa y fina (cada escama con el borde fina e irregularmente serrado).

en ambos sexos), margen posterior con un par de muescas laterales y un patrón de seis u ocho pares de setas, con un marcado dimorfismo sexual: **l-(s)-s-s-l-s-s/s-l-s-l-s-s-l**. **GENITALIA MASCULINA** (Fig. 68 C 1-4): Edeago con lóbulo medio falciforme (longitud: 0,16 mm), más o menos recto en vista dorsal. Ápice “espatulado”, muy ancho y romo. Endofalo con escleritos en forma de varillas cortas, cuvas e irregulares, en “C”. Parámero derecho subtriangular, parámero izquierdo muy largo y esbelto, ambos con dos setas apicales de tamaño medio. Esclerito anular (IX esterno abdominal) subtriangular-arqueado con margen apical proyectado, subtriangular romo (modelo 17, Fig. 55). **GENITALIA FEMENINA** (Fig. 68 D): según el modelo general descrito por VIGNA-TAGLIANTI (1972). Gonocoxitos tubulares robustos, con seta apical doble, una seta lateral en la parte distal del gonocoxito y poros dispersos. Gonosubcoxitos suavemente apuntados, con una proyección fina, “vermiforme”. Conducto espermatecal medio-largo, diferenciado en dos tramos: proximal, fino (0,0028 mm de diámetro) y distal, grueso (0,008 mm de diámetro). Espermateca subesférica irregular, pequeña (longitud 0,016 mm). Glándula espermatecal cónica (longitud: 0,017 mm), distalmente esclerotizada. Armadura genital (segmento abdominal/terguito VIII) con margen liso y redondeado, cubierto por una hilera de setas finas; proyecciones laterales esbeltas, de longitud media.

***Typhlocharis belenae* Zaballos, 1983**

Typhlocharis (Microcharidius) belenae Zaballos: Zaballos, 1983: 546-549.

Typhlocharis belenae Zaballos: Zaballos & Jeanne, 1994: 52.

Typhlocharis belenae Zaballos: Zaballos & Ruíz-Tapiador, 1997: 106.

Typhlocharis belenae Zaballos: Zaballos, 2003: 241.

Typhlocharis belenae Zaballos: Lorenz, 2005: 202.

Locus Typicus: Zarza de Granadilla, Cáceres, España

Material estudiado:

HOLOTIPO: 1 ♂, Zarza de Granadilla, Cáceres, ESPAÑA, 14-05-1982, 450 m, J.P. Zaballos leg. (Coll. J.P. Zaballos, UCM). **PARATIPOS:** 1 ♂, 2 ♀♀, misma localidad, 29-04-1982; 2 ♂♂, misma localidad, 21-05-1983; 1 ♀, misma localidad, 19-01-1986, 475 m, J.P. Zaballos leg. (Coll. J.P. Zaballos, UCM).

Diagnosis:

Coleóptero endógeo de pequeño tamaño, anoftalmo, con cuerpo estrecho y subrectangular cubierto de tegumento microrreticulado y pubescencia dispersa. Machos con la cabeza proporcionalmente mayor que en las hembras. Vértex sin *pars stridens*. Mandíbulas muy robustas y angulosas, “en tenaza”. Clípeo muy curvado, labro fuertemente escotado. Machos con cápsula cefálica notoriamente más grande que en las hembras. Gula estrecha. Élitros con un par de denticulos en el margen apical, asociados a la 7ª estría y a la sutura (éste es anguloso). Serie umbilicada con seis setas (4+2). Metatrocánteres con dimorfismo sexual, angulosos y más prominentes en los machos. Machos con pelo metatibial y “espolón”. Hembras con fosetas ventrales profundas. Edeago falciforme, muy curvado distalmente, con ápice subtriangular, estrecho y alargado, y escleritos del endofalo en forma de “sillín de bicicleta”. Genitalia femenina con gonocoxitos tubulares, con seta lateral; espermateca subcilíndrica (Fig. 69).

Descripción:

Longitud 1,48-1,63 mm (machos), 1,30-1,44 mm (hembras). Insecto anoftalmo, despigmentado, de color amarillo pálido a marrón. Tegumento pubescente y microrreticulado (Fig. 69). **CABEZA** (Fig. 69 A y B): más ancha (0,31-0,43 mm) que larga (0,28-0,40 mm), con superficie microrreticulada (patrón subhexagonal). Dimorfismo sexual en las proporciones de la cápsula cefálica, más grande y alargada en los machos. Sin órgano estridulador. Depresión semilunar posterolateral en ambos lados de la cápsula cefálica. Labro fuertemente escotado, con una zona triangular central más esclerotizada.

Clípeo con margen anterior fuertemente curvado, proyectado. Antenas moniliformes, con 11 antenómeros reniformes (**morfo 2**), el último piriforme. Pedúnculo del tercer antenómero no alargado. Patrón de *sensilla coeloconica* (**sc**) en el último antenómero con una **sc** anterodorsal y una posterodorsal. Una **sc** ventral en los antenómeros 5° y 6°. Mandíbulas muy robustas y angulosas (“en forma de tenaza”), con un pequeño botón de cutícula en el lateral externo de las mandíbulas. Mandíbula izquierda con un borde cortante recto, proyectado en solapa; mandíbula derecha con uno o varios dientes terebrales pequeños y borde cortante recto en solapa. Labio de aspecto normal, con un diente medio romo. Lígula con lóbulo medio suavemente curvado y paraglosas cortas. Gula de tipo estrecho, aproximadamente tres/cuatro veces más larga que ancha. *Quetotaxia cefálica*: seis pares de setas labrales (**s-s-l-m-s-m/m-s-m-l-s-s**), tres pares de setas clipeales (**l-s-(s)/(s)-s-l**), un par frontales, dos pares supraoculares (anterior y posterior), un par supraantenas, dos pares de setas occipitales y un par de setas genales, además de pubescencia dispersa por toda la cápsula cefálica a excepción del cuello. Labio con un par de setas cerca de la base del diente medio, un par de setas largas cerca de la base de los epilobios, un par de setas muy cortas cerca del ápice de los epilobios y dos pares de setas muy cortas cerca de la sutura posterior. Prebasilar con dos pares de setas cerca del margen anterior (el par lateral mucho más largo) y dos pares de setas (el par lateral mucho más largo) en la región posterior, con una distribución irregular en distintos individuos. **TÓRAX** (Fig. 69 A y B): Pronoto subtrapezoidal, más largo (0,35-0,43 mm) que ancho (0,36-0,40 mm), se estrecha notablemente en la parte posterior. Margen anterior recto, muy levemente crenulado, sin hiato medial. Margen posterior más o menos recto. Dos o tres dentículos posteriores en los márgenes laterales, romos e irregulares. Superficie cubierta por microrreticulación subhexagonal. Disco aplanado, con una línea media y un par de surcos laterales longitudinales leves. *Quetotaxia*: un par de setas largas en el primer tercio de los márgenes laterales, un par de setas largas en los ángulos posteriores, una hilera de cinco o seis pares de setas [**l-(l)-l-l-l-l/l-l-l-l-(l)-l**] paralelas al margen anterior, cuatro pares de setas paralelas al margen posterior [**s-m-l-l/l-l-m-s**], una hilera de setas pequeñas y finas regularmente distribuidas en los márgenes anterior y posterior, una hilera de setas cortas en los márgenes laterales y cinco pares de hileras longitudinales irregulares de pubescencia corta en el disco. Sutura del proepisterno visible. Apófisis prosternal redondeada. Margen anterior del prosterno con una hilera de setas largas y finas y entre seis y ocho pares de setas cortas paralelas a ella. Prosterno cubierto de pubescencia dispersa, ausente en los proepisternos. Mesoepisternos con fosetas muy leves, asociadas a la articulación de las patas, apenas hundidos en los machos. Metaepisternos con un par de fosetas laterales suaves, más marcadas en las hembras. **ÉLITROS** (Fig. 69 A): aproximadamente dos veces más largos (0,67-0,80 mm) que anchos (0,35-0,40 mm), subparalelos. Márgenes laterales con 20-22 dentículos bien marcados, progresivamente más leves hacia atrás. Margen apical suavemente redondeado, con dos pares de dentículos, uno bien definido, asociado a la 7ª estría, y otro sutural, variable entre dentado y anguloso. Disco aplanado, con carenas longitudinales laterales asociadas a la 7ª estría, formando unos surcos apreciables en el margen apical. Superficie con microrreticulación subhexagonal irregular. Poros elitrales grandes y muy patentes, en región escutelar, sutura, disco y a lo largo de la 7ª estría. Órgano transversal escutelar con margen recto. Sin “ojales” junto a la base de los élitros. *Quetotaxia*: serie umbilicada con un grupo anterior de cuatro setas y un grupo posterior de dos setas (**4+2**). Un par de setas escutelares y un par de setas destacadas paralelas a ellas. Sin setas discales verdaderas, pero con varias “pseudodiscales”, la pubescencia de la tercera hilera presenta setas de longitud alterna e irregular, largas y cortas. Cinco o seis pares de hileras longitudinales de pubescencia discal larga o irregular. Un par de setas apical y un par de setas subapical largo. Márgenes laterales orlados con una seta corta en

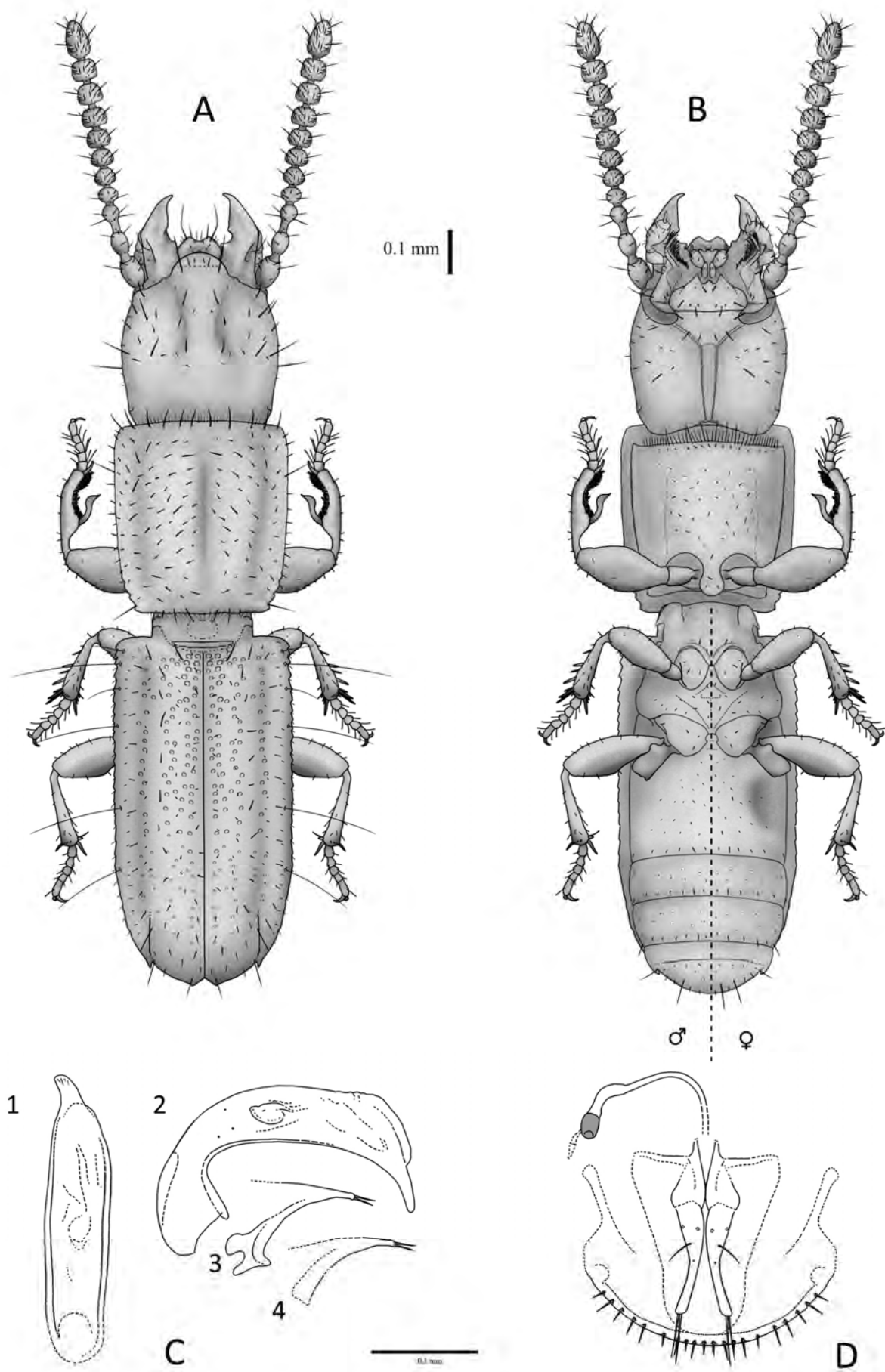


Fig. 69. *Typhlocharis belenae* Zaballo, 1983. A.- *Habitus* dorsal. B.- *Habitus* ventral. Escala: 0.1 mm. C.- Genitalia masculina: 1) eedeago en vista dorsal, 2) eedeago en vista lateral, 3) parámero derecho, 4) parámero izquierdo. D.- Genitalia femenina. Escala: 0.1 mm.

cada denticulo. **PATAS** (Fig. 69 B): con dimorfismo sexual. Profémur, protibia, mesofémur y mesotibia sin caracteres especiales. Solapa metacoxal suavemente redondeada. Metatrocánteres con dimorfismo sexual: angulosos, con el ángulo interno rematado en una pequeña proyección dentiforme en los machos; mismas características pero notoriamente suavizadas en las hembras. Metafémures sin caracteres especiales. Metatibias ligeramente engrosadas, con la región distal apenas dilatada, rematada por una seta corta y gruesa. Los machos presentan un pelo metatibial de longitud media acompañado de una seta corta y muy robusta en forma de bala o “espolón” en el margen interno. Lado interno de los fémures liso. Tarsos claramente pentámeros en todas las patas. Uñas curvadas, simples.

ABDOMEN (Fig. 69 B): cubierto por microrreticulación irregular. Espacio intermetacoxal estrecho. Fosetas ventrales profundas en el primer ventrito de las hembras, ausentes en machos. Último ventrito con un “cinturón” de microescultura escamosa y fina (cada escama con el borde fina e irregularmente serrado en ambos sexos), margen posterior con un par de muescas laterales y un patrón de seis u ocho pares de setas, con un marcado dimorfismo sexual: **l-(s)-s-s-l-s-s-l-s-l-s-s-(s)-l**.

GENITALIA MASCULINA (Fig. 69 C 1-4): Edeago con lóbulo medio falciforme (longitud: 0,24 mm), la zona distal fuertemente curvada hacia abajo, más o menos recto en vista dorsal. Ápice subtriangular, muy estrecho y alargado, parte final roma. Endofalo con escleritos cortos y robustos, en forma de “sillín de bicicleta”. Parámetros subtriangulares, con dos setas apicales de tamaño medio. Esclerito anular (IX esterno abdominal) subtriangular-arqueado con margen apical subtriangular, suavemente proyectado (modelo 14, Fig. 55).

GENITALIA FEMENINA (Fig. 69 D): según el modelo general descrito por VIGNA-TAGLIANTI (1972). Gonocoxitos tubulares, con seta apical doble y una seta lateral en la parte media del gonocoxito, además de varios poros. Gonosubcoxitos estrechos y en punta. Conducto espermatecal largo o muy largo, diferenciado en dos tramos: proximal, fino (0,005 mm de diámetro) y distal, grueso (0,010 mm de diámetro). Espermateca subcilíndrica, algo redondeada (longitud 0,023 mm). Glándula espermatecal tubular-cónica, distalmente esclerotizada. Armadura genital (segmento abdominal/terguito VIII) con margen liso y redondeado, cubierto por una hilera de setas finas; proyecciones laterales de longitud media, ligeramente ensanchadas en la parte distal.

***Typhlocharis intermedia* Zaballos, 1986**

Typhlocharis intermedius Zaballos: Zaballos, 1986b: 1-4.

Typhlocharis intermedius Zaballos: Zaballos & Jeanne, 1994: 52.

Typhlocharis intermedius Zaballos: Zaballos & Ruíz-Tapiador, 1997: 106.

Typhlocharis intermedia Zaballos: Zaballos, 2003: 241.

Typhlocharis intermedia Zaballos: Lorenz, 2005: 202.

Locus Typicus: Navas de Estena, Ciudad Real, España

Material estudiado:

HOLOTIPO: 1♂, Navas de Estena, Ciudad Real, ESPAÑA, 20-06-1986, 650 m, J.P. Zaballos leg. (Coll. J.P. Zaballos, UCM). **PARATIPOS:** 1♂, 1♀, mismos datos que el holotipo; 1 ♂, misma localidad, 9-06-1986, J.P. Zaballos leg. (Coll. J.P. Zaballos, UCM).

Diagnosis:

Coleóptero endógeo de pequeño tamaño, anoftalmo, con cuerpo estrecho y subrectangular cubierto de tegumento microrreticulado y pubescencia dispersa. Vértex sin *pars stridens*. Mandíbulas robustas, “en tenaza”. Clípeo con un reborde bajo, curvado. Labro suavemente escotado. Machos con cápsula cefálica más grande que en las hembras. Gula estrecha. Élitros con un par de dentículos en el margen apical, asociados a la 7ª estría y a la sutura (éste es anguloso). Serie umbilicada con seis setas (4+2). Metatrocánteres con dimorfismo sexual, angulosos y más prominentes en los machos. Machos con pelo metatibial y “espolón”. Hembras con fosetas ventrales profundas y dobles. Edeago falciforme, lámina basal suavemente curvada. Escleritos del endofalo en forma de “sillín de bicicleta”, cortos. Genitalia femenina con gonocoxitos tubulares, con seta lateral; espermateca subcilíndrica-reniforme (Fig. 70).

Descripción:

Longitud 1,20-1,34 mm (machos), 1,21 mm (hembras). Insecto anoftalmo, despigmentado, de color amarillo pálido a marrón. Tegumento pubescente y microrreticulado (Fig. 70). **CABEZA** (Fig. 70 A y B): algo más ancha (0,28-0,32 mm) que larga (0,24-0,31 mm), con superficie microrreticulada (patrón subhexagonal). Cápsula cefálica grande, rasgo más acusado en machos. Sin órgano estridulador. Depresión semilunar posterolateral en ambos lados de la cápsula cefálica, pero abierta y tenue. Labro suavemente escotado, con una zona triangular central más esclerotizada. Clípeo con margen anterior cubierto por un reborde bajo, suavemente curvado. Antenas moniliformes, con 11 antenómeros reniformes (**morfo 2**), el último piriforme. Pedúnculo del tercer antenómero corto. Patrón de *sensilla coeloconica* (**sc**) en el último antenómero con una **sc** anterodorsal y una posterodorsal. Una **sc** ventral en los antenómeros 5º y 6º. Mandíbulas robustas, “en tenaza”, pero curvadas, no angulosas. Mandíbula izquierda con un borde cortante proyectado en solapa; mandíbula derecha con un diente terebral y borde cortante suave. Labio sin características especiales, con un diente romo. Lígula con lóbulo triangular y paraglosas medio-largas. Gula de tipo estrecho, aproximadamente tres o cuatro veces más larga que ancha. *Quetotaxia cefálica*: seis pares de setas labrales (**s-s-l-m-s-m/m-s-m-l-s-s**), dos pares de setas clipeales (**l-s/s-l**), un par frontales, dos pares supraoculares (anterior y posterior), un par supraantennales, dos pares de setas occipitales y un par de setas genales, además de pubescencia dispersa. Labio con un par de setas cerca de la base del diente medio, un par de setas largas cerca de la base de los epilobios, un par de setas muy cortas cerca del ápice de los epilobios y dos pares de setas muy cortas cerca de la sutura posterior. Prebasilar con dos pares de setas cerca del margen anterior (el par lateral mucho más largo), un par de setas muy cortas en la zona media y dos pares de setas (el par lateral mucho más largo) en la región posterior, con una distribución irregular en distintos individuos. **TÓRAX** (Fig. 70 A y B): Pronoto subtrapezoidal, más largo (0,32-0,36 mm) que ancho (0,30-0,32 mm), estrechado en la parte posterior. Margen anterior recto, apenas crenulado, sin hiato medial. Margen posterior suavemente curvado. Tres o cuatro dentículos posteriores en los márgenes laterales, bajos, romos e irregulares. Superficie cubierta por microrreticulación subhexagonal. Disco aplanado, con una línea media y un

par de surcos laterales longitudinales leves. *Quetotaxia*: un par de setas largas en el primer tercio de los márgenes laterales, un par de setas largas en los ángulos posteriores, una hilera de cinco o seis pares de setas [1-(1)-1-1-1-1/1-1-1-1-(1)-1] paralelas al margen anterior, tres pares de setas paralelas al margen posterior [s-1-1/1-1-s], una hilera de setas pequeñas y finas regularmente distribuidas en los márgenes anterior y posterior, una hilera de setas cortas en los márgenes laterales y cuatro o cinco pares de hileras longitudinales irregulares de pubescencia en el disco. Sutura del proepisterno visible. Apófisis prosternal redondeada. Margen anterior del prosterno con una hilera de setas largas y finas y entre seis y ocho pares de setas cortas paralelas a ella. Prosterno cubierto de pubescencia dispersa, ausente en los proepisternos. Mesoepisternos con un par de fosetas suaves. Metaepisternos con un par de fosetas laterales suaves, algo más marcadas en los machos. **ÉLITROS** (Fig. 70 A): aproximadamente dos veces más largos (0,63-0,68 mm) que anchos (0,27-0,33 mm), subparalelos. Márgenes laterales con 18-21 dentículos bien definidos, progresivamente más leves hacia atrás. Margen apical suavemente redondeado, con dos pares de dentículos, uno bien definido, asociado a la 7ª estría y otro sutural, muy anguloso. Disco aplanado, con carenas laterales longitudinales asociadas a la 7ª estría, formando unos surcos apreciables en el margen apical. Superficie con microrreticulación subhexagonal irregular. Poros elitrales grandes, fuertemente marcados, en región escutelar, sutura y disco, leves en 7ª estría. Órgano transversal escutelar con margen recto. “Ojales” junto a la base de los élitros, atrofiados. *Quetotaxia*: serie umbilicada con un grupo anterior de cuatro setas y un grupo posterior de dos setas (4+2). Un par de setas escutelares y uno o dos pares de setas destacadas paralelas a ellas. Sin setas discales verdaderas, pero con varias “pseudodiscals”, la pubescencia de la tercera hilera presenta setas de longitud alterna e irregular, largas y cortas. Cinco pares de hileras longitudinales de pubescencia discal larga o irregular. Un par de setas apical y un par de setas subapical largo. Márgenes laterales orlados con una seta corta en cada dentículo. **PATAS** (Fig. 70 B): con dimorfismo sexual. Profémur, protibia, mesofémur y mesotibia sin caracteres especiales. Solapa metacoxal suavemente redondeada. Metatrocánteres con dimorfismo sexual: angulosos, con el ángulo interno rematado en una proyección dentiforme en machos, mismas características pero notoriamente suavizadas en las hembras. Metafémures sin caracteres especiales. Metatibias ligeramente engrosadas, con la región distal apenas dilatada. Los machos presentan un pelo metatibial de longitud media acompañada de una seta corta y muy robusta (“espolón”) en el margen interno. La seta perpendicular aparece también en hembras. Lado interno de los fémures liso. Tarsos claramente pentámeros en todas las patas. Uñas curvadas, simples. **ABDOMEN** (Fig. 70 B): cubierto por microrreticulación irregular. Espacio intermetacoxal moderadamente ensanchado. Un par de fosetas ventrales, muy profundas y dobles, en el primer ventrito de las hembras; ausentes o muy tenues en machos. Último ventrito con un “cinturón” de microescultura escamosa y fina (cada escama con el borde fina e irregularmente serrado en ambos sexos), margen posterior con un par de muescas laterales y un patrón de seis u ocho pares de setas. El último ventrito se ha perdido en la única hembra paratipo y se desconoce su patrón: 1-(s)-s-s-1-s-s/ ?. **GENITALIA MASCULINA** (Fig. 70 C 1-4): Edeago con lóbulo medio falciforme (longitud: 0,20 mm), robusto, con la lámina basal suavemente curvada hacia el ápice. Todos los machos disponibles tenían el edeago montado en vista lateral en preparación microscópica permanente, por lo que no se conocen los datos relativos a la vista dorsal o al ápice. Endofalo con escleritos cortos y robustos, curvados, en forma de “sillín de bicicleta”, pero sin proyección anterior. Parámetros subtriangulares, con dos setas apicales cortas. Esclerito anular (IX esterno abdominal) subtriangular-arqueado con margen apical subtriangular, suavemente proyectado y curvado (modelo 16, Fig. 55). **GENITALIA FEMENINA** (Fig. 70 D): según el modelo general descrito por VIGNA- TAGLIANTI (1972). Gonocoxitos tubulares robustos,

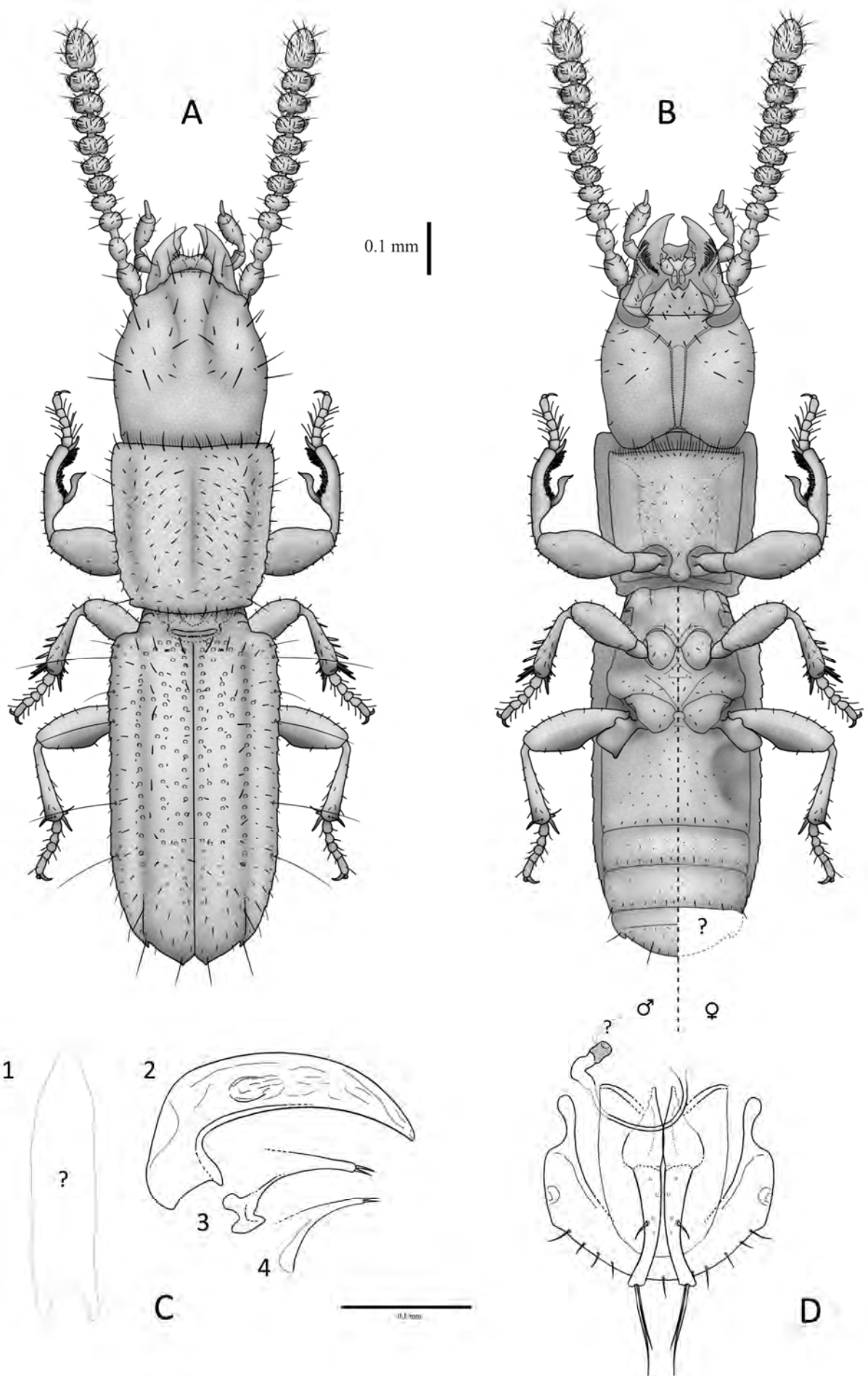


Fig. 70. *Typhlocharis intermedia* Zaballo, 1986. A.- *Habitus* dorsal. B.- *Habitus* ventral (se desconoce el último ventrito en hembras). Escala: 0.1 mm. C.- Genitalia masculina: 1) eedeago en vista dorsal (no observado), 2) eedeago en vista lateral, 3) parámero derecho, 4) parámero izquierdo. D.- Genitalia femenina. Escala: 0.1 mm.

con seta apical doble. Seta lateral en la parte media del gonocoxito, además de varios poros. Gonosubcoxitos en punta. Conducto espermatecal muy largo, diferenciado en dos tramos: proximal, fino (0,003 mm de diámetro) y distal, grueso (0,009 mm de diámetro). Espermateca subcilíndrica-reniforme, en “tonel” (longitud 0,014 mm). Glándula espermatecal no visible en la única hembra estudiada. Armadura genital (segmento abdominal/terguito VIII) con margen liso y redondeado, a veces suavemente proyectado (subtriangular) y cubierto por una hilera de setas finas; proyecciones laterales de longitud media, ligeramente ensanchadas en la parte distal.

***Typhlocharis pacensis* Zaballos & Jeanne, 1987**

Typhlocharis pacensis Zaballos & Jeanne: Zaballos & Jeanne, 1987: 93-95.

Typhlocharis pacensis Zaballos & Jeanne: Zaballos & Jeanne, 1994: 52.

Typhlocharis pacensis Zaballos & Jeanne: Zaballos & Ruíz-Tapiador, 1997: 105.

Typhlocharis pacensis Zaballos & Jeanne: Zaballos & Banda, 2001: 56-58.

Typhlocharis pacensis Zaballos & Jeanne: Zaballos, 2003: 241.

Typhlocharis pacensis Zaballos & Jeanne: Lorenz, 2005: 202.

Locus Typicus: Azuaga, Badajoz, España

Material estudiado:

HOLOTIPO: 1 ♂, Arroyo Jituelo (38° 13' N, 05° 40' O), Azuaga, Badajoz, ESPAÑA, 21-05-1985, 500 m, J.P. Zaballos leg. (Coll. J.P. Zaballos, UCM). **PARATÍPOS:** 5 ♂♂, 2 ♀♀, mismos datos que el holotipo (Coll. J.P. Zaballos, UCM).

OTRO MATERIAL: 1 ♂ (1046148), Arroyo Jituelo (38° 13' N, 05° 40' O), Azuaga, Badajoz, ESPAÑA, 04-12-2013, 523 m, J.P. Zaballos & S. Pérez leg. (Coll. C. Andújar, NHM).

Diagnosis:

Coleóptero endógeo de pequeño tamaño, anoftalmo, con cuerpo estrecho y subrectangular cubierto de tegumento microrreticulado y pubescencia dispersa. Vértex con *pars stridens*. Margen apical con cuatro o cinco pares de dentículos. Serie umbilicada con seis setas (4+2). Fémures sin protuberancias o tubérculos en el margen interno. Metatibias dilatadas distalmente. Edeago falciforme, con escleritos difusos. Genitalia femenina con gonocoxitos tubulares, sin seta lateral; espermateca subesférica-subovoide (Fig. 71).

Descripción:

Longitud 1,06-1,12 mm (machos), 1,17-1,22 mm (hembras). Insecto anoftalmo, despigmentado, de color amarillo pálido a marrón. Tegumento pubescente y microrreticulado (Fig. 71). **CABEZA** (Fig. 71 A y B): más ancha (0,23-0,28 mm) que larga (0,16-0,21 mm), con superficie microrreticulada (patrón subhexagonal). Órgano estridulador (*pars stridens*) en la región del vértex, en ambos sexos. Depresión semilunar posterolateral en ambos lados de la cápsula cefálica, a veces tenue. Labro subrectangular, con una zona triangular central más esclerotizada. Clípeo con margen anterior recto. Antenas moniliformes, con 11 antenómeros progresivamente subcuadrados hacia la parte distal (**morfo 1**), el último piriforme. Pedúnculo del tercer antenómero corto. *Sensilla coeloconica* (sc) en el último antenómero distribuidas en un patrón de tres sc anterodorsales y una posterodorsal. Una sc ventral en los antenómeros 5º y 6º. Mandíbula derecha con dos dientes terebrales, el anterior algo triangular. Mandíbula izquierda sin dientes. Labio sin características especiales, con un diente medio prominente. Lígula con lóbulo suavemente curvado, paraglosas largas. Gula de tipo ancho, aproximadamente dos veces más larga que ancha. *Quetotaxia cefálica*: cinco o seis pares de setas labrales (**s-(s)-l-m-s-m/m-s-m-l-(s)-s**), dos pares de setas clipeales (**l-s/s-l**), un par frontales, dos pares supraoculares (anterior y posterior), un par supraantennales, dos pares de setas occipitales y un par de setas genales, además de pubescencia dispersa por toda la cápsula cefálica a excepción del cuello. Labio con un par de setas cerca de la base del diente medio, un par de

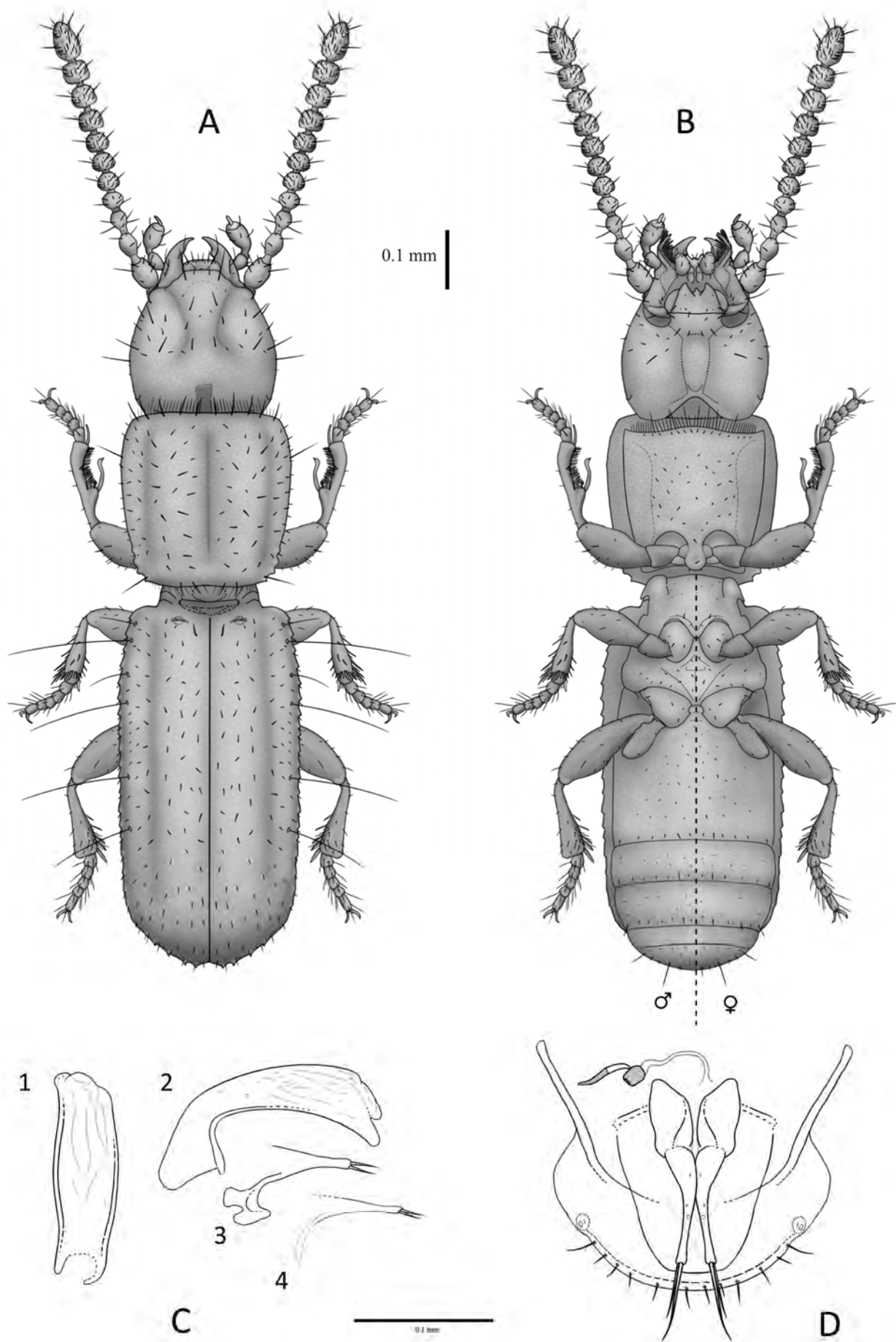


Fig. 71. *Typhlocharis pacensis* Zaballo & Jeanne, 1987. A.- *Habitus* dorsal. B.- *Habitus* ventral. Escala: 0.1 mm. C.- Genitalia masculina: 1) edeago en vista dorsal, 2) edeago en vista lateral, 3) parámero derecho, 4) parámero izquierdo. D.- Genitalia femenina. Escala: 0.1 mm.

setas largas cerca de la base de los epilobios, un par de setas muy cortas cerca del ápice de los epilobios y uno o dos pares de setas muy cortas cerca de la sutura posterior. Prebasilar con dos pares de setas cerca del margen anterior (el par lateral mucho más largo) y dos pares de setas (el par lateral mucho más largo) en la región posterior, con una distribución muy irregular en distintos individuos. **TÓRAX** (Fig. 71 A y B): Pronoto subcuadrado, apenas más largo (0,30-0,34 mm) que ancho (0,28-0,32 mm) algo estrechado en la parte posterior. Margen anterior recto, levemente crenulado, con hiato medial (aproximadamente tan ancho como dos o tres espacios entre las setas adyacentes). Margen posterior suavemente sinuoso. Márgenes laterales con tres denticulos posteriores, romos e irregulares. Superficie cubierta por microrreticulación subhexagonal. Disco aplanado, con una línea media y un par de surcos laterales longitudinales leves. *Quetotaxia*: un par de setas largas en el primer tercio de los márgenes laterales, un par de setas largas en los ángulos posteriores, una hilera de cinco pares de setas [I-I-I-I-I-I-I-I] paralelas al margen anterior, dos pares de setas paralelas al margen posterior [I-I-I-I], una hilera de setas pequeñas y finas regularmente distribuidas en los márgenes anterior (gruesas) y posterior (finas), una hilera de setas cortas en los márgenes laterales y cuatro o cinco pares de hileras longitudinales irregulares de pubescencia corta en el disco. Sutura del proepisterno visible. Apófisis prosternal redondeada. Margen anterior del prosterno con una hilera de setas largas y finas y entre seis y ocho pares de setas cortas paralelas a ella. Prosterno cubierto de pubescencia dispersa, ausente en los proepisternos. Mesoepisternos apenas hundidos. Metaepisternos con un par de fosetas laterales suaves en ambos sexos. **ÉLITROS** (Fig. 71 A): aproximadamente dos veces más largos (0,60-0,68 mm) que anchos (0,28-0,33 mm), subparalelos. Márgenes laterales con 18-20 denticulos, bien definidos, paulatinamente más leves hacia atrás. Margen apical suavemente redondeado, con cuatro o cinco pares de denticulos pequeños. Ángulo humeral marcado. Disco aplanado, con carenas longitudinales laterales asociadas a la 7ª estría, sin alcanzar la zona apical. Superficie con microrreticulación subhexagonal irregular. Poros elitrales pequeños ausentes o apenas visibles. Órgano transversal escutelar con margen más o menos recto o ligeramente curvado, en un ejemplar presenta un fuerte diente medio. Un par de “ojales” junto a la base de los élitros. *Quetotaxia*: serie umbilicada con un grupo anterior de cuatro setas y un grupo posterior de dos setas (4+2). Un par de setas escutelares. Sin setas discales. Cinco pares de hileras longitudinales de pubescencia discal corta. Orla apical de setas cortas. Márgenes laterales orlados con una seta corta en cada denticulo. **PATAS** (Fig. 71 B): semejantes en ambos sexos. Profémur, protibia, mesofémur y mesotibia sin caracteres especiales. Solapa metacoxal suavemente redondeada. Metatrocánteres redondeados. Metafémures sin caracteres especiales. Metatibias con la región distal fuertemente dilatada. Lado interno de los fémures liso. Tarsos claramente pentámeros en todas las patas. Uñas curvadas, simples. **ABDOMEN** (Fig. 71 B): cubierto por microrreticulación irregular. Espacio intermetacoxal no ensanchado. Sin fosetas ventrales. Último ventrito con un “cinturón” de microescultura escamosa y fina (cada escama con el borde fina e irregularmente serrado en ambos sexos), margen posterior sin muescas laterales y con un patrón de cinco o seis pares de setas, sexualmente dimórfico: I-s-s-I-s-s/m-s-I-s-s-I. **GENITALIA MASCULINA** (Fig. 71 C 1-4): Edeago con lóbulo medio falciforme (longitud: 0,16 mm), robusto, desviado a la derecha (orientado anatómicamente) en vista dorsal. Ápice subtriangular, corto y romo. Endofalo con escleritos difusos, apenas visibles. Parámeros subtriangulares, con dos setas apicales de tamaño medio, el parámero izquierdo es bastante esbelto en la zona distal. Esclerito anular (IX esterno abdominal) subtriangular-arqueado con margen apical proyectado, bien diferenciado y en forma de lengüeta o espátula (modelo 2, Fig. 55). **GENITALIA FEMENINA** (Fig. 71 D): acorde al modelo general descrito por VIGNA-TAGLIANTI (1972). Gonocoxitos tubulares, con seta apical doble. Sin setas laterales, pero con poros.

Gonosubcoxitis romos, redondeados. Conducto espermatecal medio-largo, gradualmente engrosado hacia la espermateca, sin diferenciación clara entre regiones. Espermateca subesférica-ovoide, en forma de “tonel” (longitud 0,015 mm). Glándula espermatecal tubular-cónica (longitud: 0,023 mm), distalmente esclerotizada. Armadura genital (segmento abdominal/terguito VIII) con margen liso y redondeado, cubierto por una hilera de setas finas; proyecciones laterales largas y finas.

***Typhlocharis toribioi* Ortuño, 1988**

Typhlocharis toribioi Ortuño: Ortuño, 1988: 89-91.

Typhlocharis toribioi Ortuño: Zaballos & Jeanne, 1994: 52.

Typhlocharis toribioi Ortuño: Zaballos & Ruiz-Tapiador, 1997: 106.

Typhlocharis toribioi Ortuño: Zaballos, 2003: 241.

Typhlocharis toribioi Ortuño: Lorenz, 2005: 203.

Locus Typicus: Navas de Estena, Ciudad Real, España

Material estudiado:

PARATÍPOS: 1♂, 1♀, Reguero de Navalsauce, Navas de Estena, Ciudad Real, ESPAÑA, 10-05-1988, V. Ortuño leg. (Coll. J.P. Zaballos, UCM).

Diagnosis:

Coleóptero endógeo de pequeño tamaño, anoftalmo, con cuerpo estrecho y subrectangular cubierto de tegumento microrreticulado y pubescencia dispersa. Vértex sin *pars stridens*. Mandíbulas robustas, clípeo y labro con dimorfismo sexual. Machos con cápsula cefálica más grande que en las hembras. Gula estrecha. Élitros con poros grandes y definidos. Margen apical con un par de dentículos asociados al final de la 7ª estría. Serie umbilicada con seis setas (4+2). Metatrocánteros con dimorfismo sexual: angulosos en machos. Machos con pelo metatibial, pero sin “espolón” asociado. Fosetas ventrales profundas en hembras. Edeago falciforme, muy curvado, con escleritos del endofalo en forma de “sillín de bicicleta”. Genitalia femenina con gonocoxitis tubulares, con seta lateral; espermateca subcilíndrica (Fig. 72).

Descripción:

Longitud 1,34 mm (machos), 1,24 mm (hembras). Insecto anoftalmo, despigmentado, de color amarillo pálido a marrón. Tegumento pubescente y microrreticulado (Fig. 72). **CABEZA** (Fig. 72 A y B): más ancha (0,30 mm) que larga (0,24-0,30 mm), con superficie microrreticulada (patrón subhexagonal), presenta dimorfismo sexual siendo más grande en los machos y de proporciones “normales” en las hembras. Sin órgano estridulador. Depresión semilunar posterolateral en ambos lados de la cápsula cefálica, abierta y leve. Labro suavemente escotado en machos, subrectangular en hembras, siempre con una zona triangular central más esclerotizada. Clípeo dimórfico: en los machos, el margen anterior posee un reborde fino con una suave proyección curvada en la zona media; en las hembras, el margen es recto. Antenas moniliformes, con 11 antenómeros reniformes (**morfo 2**), el último piriforme. Pedúnculo del tercer antenómero no alargado. *Sensilla coeloconica* (**sc**) en el último antenómero distribuidas en un patrón de una **sc** anterodorsal y una posterodorsal. Una **sc** ventral en los antenómeros 5º y 6º. Mandíbulas robustas; la derecha con un diente terebral y la izquierda con un borde muy proyectado en forma de solapa. Labio sin características especiales, con un diente medio romo. Lígula con lóbulo medio muy bajo y paraglossas largas. Gula de tipo estrecho, aproximadamente cuatro veces más larga que ancha. *Quetotaxia cefálica*: seis pares de setas labrales (**s-s-l-m-s-m/m-s-m-l-s-s**), dos pares de setas clipeales (**l-s/s-l**), un par frontales, dos pares supraoculares (anterior y posterior), un par supraantennales, dos pares de setas occipitales y un par de setas genales, además de pubescencia dispersa por toda la cápsula cefálica a excepción del cuello. Labio

con un par de setas cerca de la base del diente medio, un par de setas largas cerca de la base de los epilobios, un par de setas muy cortas cerca del ápice de los epilobios y dos pares de setas muy cortas cerca de la sutura posterior. Prebasilar con dos pares de setas cerca del margen anterior (el par lateral más largo), un par de setas laterales muy cortas en la región media y dos pares de setas (de longitud similar) en la región posterior, con leves variaciones entre individuos. **TÓRAX** (Fig. 72 A y B): Pronoto subtrapezoidal, más largo (0,35 mm) que ancho (0,30-0,34 mm) notablemente estrechado en la parte posterior. Margen anterior recto, levemente crenulado, sin hiato medial. Margen posterior suavemente curvado. Cuatro o cinco dentículos posteriores en los márgenes laterales, romos e irregulares. Superficie cubierta por microrreticulación subhexagonal. Disco aplanado, con una línea media y un par de surcos laterales longitudinales leves. *Quetotaxia*: un par de setas largas en el primer tercio de los márgenes laterales, un par de setas largas en los ángulos posteriores, una hilera de cinco a seis pares de setas [I-(I)-I-I-I-I/I-I-I-I-(I)-I] paralelas al margen anterior, tres pares de setas paralelas al margen posterior [s-I-I-I-s], una hilera de setas pequeñas y finas regularmente distribuidas en los márgenes anterior y posterior, una hilera de setas cortas en los márgenes laterales y cuatro o cinco pares de hileras longitudinales irregulares de pubescencia en el disco. Sutura del proepisterno visible. Apófisis prosternal redondeada. Margen anterior del prosterno con una hilera de setas largas y finas y entre seis y ocho pares de setas cortas paralelas a ella. Prosterno cubierto de pubescencia dispersa, ausente en los proepisternos. Mesoepisternos con un par de fosetas suaves. Metaepisternos con un par de fosetas laterales profundas, bien definidas en ambos sexos. **ÉLITROS** (Fig. 72 A): aproximadamente dos veces más largos (0,65-0,69 mm) que anchos (0,31-0,32 mm), subparalelos. Márgenes laterales con 19-22 dentículos, bien definidos y progresivamente más leves hacia atrás. Margen apical suavemente redondeado, con un par de dentículos muy apuntados, asociados al final de la 7ª estría. Ángulo humeral suave. Disco aplanado, con carenas longitudinales laterales asociadas a la 7ª estría, formando unos surcos apreciables en el margen apical. Superficie con microrreticulación subhexagonal irregular. Poros elitrales grandes, bien definidos, distribuidos en la región escutelar, en paralelo a la sutura media y en el disco. Órgano transversal escutelar con margen recto. Un par de “ojales” junto a la base de los élitros, pequeños y atrofiados, en forma de “c”. *Quetotaxia*: serie umbilicada con un grupo anterior de cuatro setas y un grupo posterior de dos setas (4+2). Un par de setas escutelares y un par de setas destacadas paralelas a ellas. Sin setas discales verdaderas, pero con varias “pseudodiscals”, la pubescencia de la tercera hilera presenta setas de longitud alterna e irregular, largas y cortas. Cinco pares de hileras longitudinales de pubescencia discal larga o irregular. Un par de setas apical y dos pares de setas subapicales (largo y mediano). Márgenes laterales orlados con una seta corta en cada dentículo. **PATAS** (Fig. 72 B): con dimorfismo sexual. Profémur, protibia, mesofémur y mesotibia sin caracteres especiales. Solapa metacoxal suavemente redondeada. Metatrocánteres con dimorfismo sexual: angulosos, con el ángulo interno rematado en una pequeña proyección dentiforme en machos, mismas características pero notoriamente suavizadas en las hembras. Metafémures sin caracteres especiales. Metatibias ligeramente engrosadas, con la región distal apenas dilatada, rematada por una seta corta y gruesa. Existe un pelo metatibial corto y fino en el lado interno distal de la metatibia. Lado interno de los fémures liso. Tarsos claramente pentámeros en todas las patas. Uñas curvadas, simples. **ABDOMEN** (Fig. 72 B): cubierto por microrreticulación irregular. Espacio intermetacoxal estrecho. Fosetas ventrales bien marcadas en el primer y segundo ventrito de las hembras, ausentes en machos. Último ventrito con un “cinturón” de microescultura escamosa y fina (cada escama con el borde fina e irregularmente serrado en ambos sexos), margen posterior con un par de muescas laterales y un patrón de seis u ocho pares de setas con un marcado

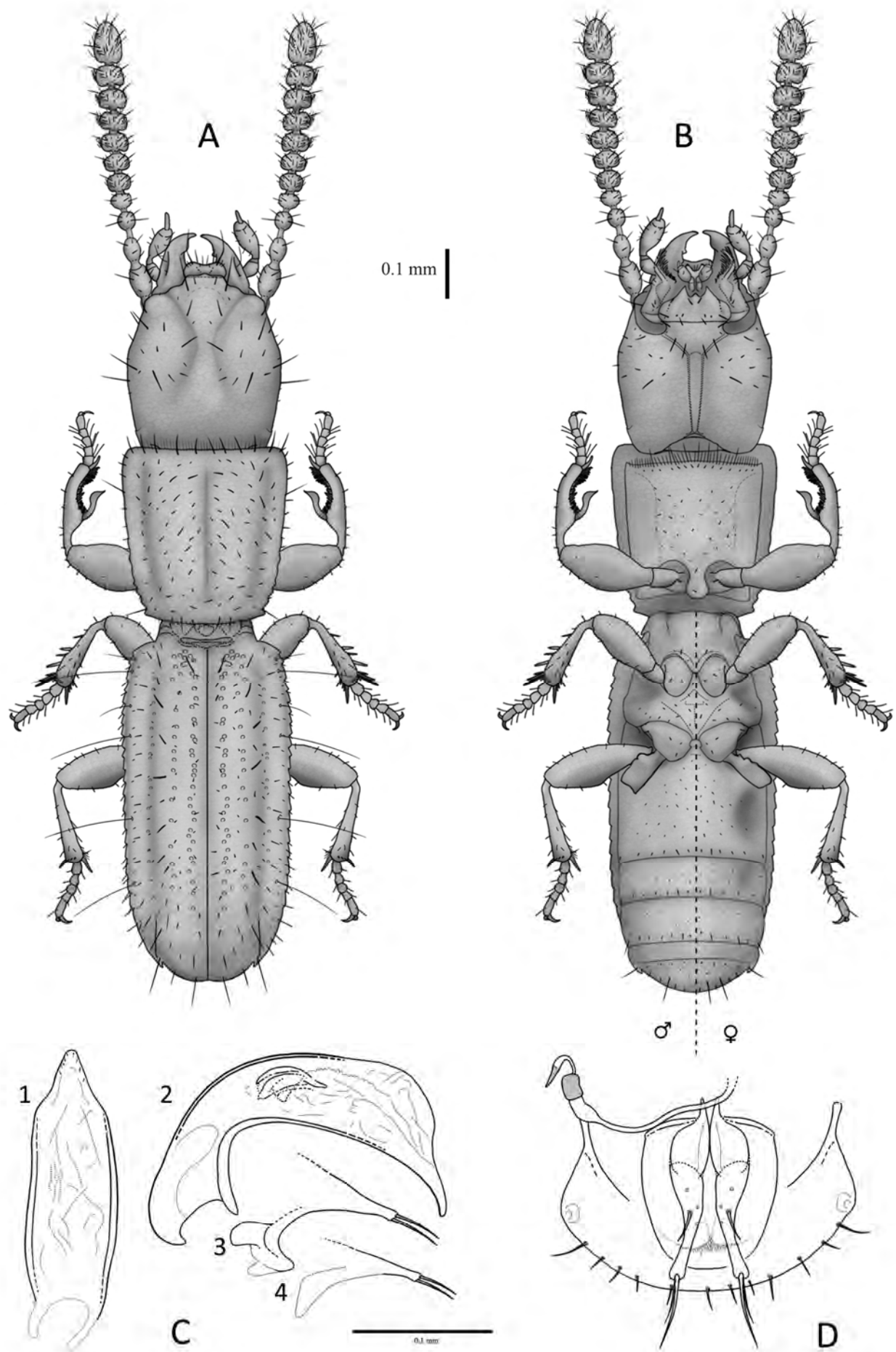


Fig. 72. *Typhlocharis toribioi* Ortuño, 1988. A.- *Habitus* dorsal. B.- *Habitus* ventral. Escala: 0.1 mm. C.- Genitalia masculina: 1) eedeago en vista dorsal, 2) eedeago en vista lateral, 3) parámero derecho, 4) parámero izquierdo. D.- Genitalia femenina. Escala: 0.1 mm.

dimorfismo sexual: **l-(s)-s-s-l-s-s/l-s-l-s-s-(s)-l**. **GENITALIA MASCULINA** (Fig. 72 C 1-4): Edeago con lóbulo medio falciforme (longitud: 0,21 mm), robusto y con una lámina media suavemente curvada hacia abajo. Recto en vista dorsal. Ápice subtriangular, alargado. Endofalo con escleritos cortos y robustos, curvados, en forma de “sillín de bicicleta”. Parámetros subtriangulares, con dos setas apicales largas. Esclerito anular (IX esterno abdominal) muy ancho, en forma de arco, sin proyección apical (modelo 19, Fig. 55). **GENITALIA FEMENINA** (Fig. 72 D): según el modelo general descrito por VIGNA-TAGLIANTI (1972). Gonocoxitos tubulares relativamente cortos, con seta apical doble. Seta lateral en la parte media del gonocoxito, además de poros dispersos. Gonosubcoxitos estrechos y en punta. Conducto espermatecal largo, con dos tramos: un tramo proximal, fino (0,003 mm de diámetro) y un tramo distal, grueso (0,010 mm de diámetro). Espermateca subcilíndrica-reniforme (longitud 0,018 mm). Glándula espermatecal tubular-cónica (longitud: 0,016 mm), distalmente esclerotizada. Armadura genital (segmento abdominal/terguito VIII) con margen liso y redondeado, cubierto por una hilera de setas finas; proyecciones laterales medianas-cortas y finas.

***Typhlocharis carpetana* Zaballos, 1989**

Typhlocharis carpetanus Zaballos: Zaballos, 1989: 275-278.

Typhlocharis carpetanus Zaballos: Zaballos & Jeanne, 1994: 53.

Typhlocharis carpetanus Zaballos: Zaballos & Ruíz-Tapiador, 1997: 105.

Typhlocharis carpetana Zaballos: Zaballos, 2003: 241.

Typhlocharis carpetana Zaballos: Lorenz, 2005: 202.

Locus Typicus: Navahondilla, Ávila, España

Material estudiado:

HOLOTIPO: 1♂, Navahondilla, Ávila, ESPAÑA, 28-04-1988, J.P. Zaballos leg. (Coll. J.P. Zaballos, UCM). **PARATIPOS:** 1♂, 3♀♀, mismos datos que el holotipo; 1♂, La Higuera, Ávila, ESPAÑA, 02-06-1988, J.P. Zaballos leg.; 1♂, Villanueva de la Vera, Cáceres, ESPAÑA, 17-05-1988, 250 m, J.P. Zaballos leg. (Coll. J.P. Zaballos, UCM).

OTRO MATERIAL: 1♂, 1♀, Embalse de Valdecañas, Bohonal de Ibor, Cáceres, ESPAÑA, 21-04-1989, 320 m, J.P. Zaballos leg. (Coll. J.P. Zaballos, UCM).

Diagnosis:

Coleóptero endógeo de pequeño tamaño, anoftalmo, con cuerpo estrecho y subrectangular cubierto de tegumento microrreticulado y pubescencia dispersa. Vértex sin *pars stridens*. Mandíbulas muy robustas. Clípeo suavemente curvado, labro subrectangular. Machos con cápsula cefálica muy alargada, mucho más grande que en las hembras. Gula estrecha. Élitros con denticulos de los márgenes muy leves. Margen apical con dos pares de denticulos, asociados a la 7ª estría y a la sutura. Serie umbilicada con cuatro setas (3+1). Metatrocánteres con dimorfismo sexual, más angulosos en los machos. Machos con pelo metatibial y “espolón”. Hembras con un par de fosetas ventrales profundas. Edeago falciforme, suavemente curvado, con ápice subtriangular y estrecho. Escleritos del endofalo en forma de “sillín de bicicleta”. Genitalia femenina con gonocoxitos tubulares, con seta lateral; conducto espermatecal muy largo y espermateca subcilíndrica (Fig. 73).

Descripción:

Longitud 1,17-1,33 mm (machos), 1,23-1,28 mm (hembras). Insecto anoftalmo, despigmentado, de color amarillo pálido a marrón. Tegumento pubescente y microrreticulado (Fig. 73). **CABEZA** (Fig. 73 A y B): más larga (0,25-0,31 mm) que ancha (0,23-0,31 mm), con superficie microrreticulada (patrón subhexagonal). Dimorfismo sexual en las proporciones de la cápsula cefálica: grande y alargada en machos, “normal” en hembras. Sin órgano estridulador (*pars stridens*). Depresión semilunar posterolateral en ambos lados de la cápsula cefálica, muy abierta y leve. Labro subrectangular, con una zona

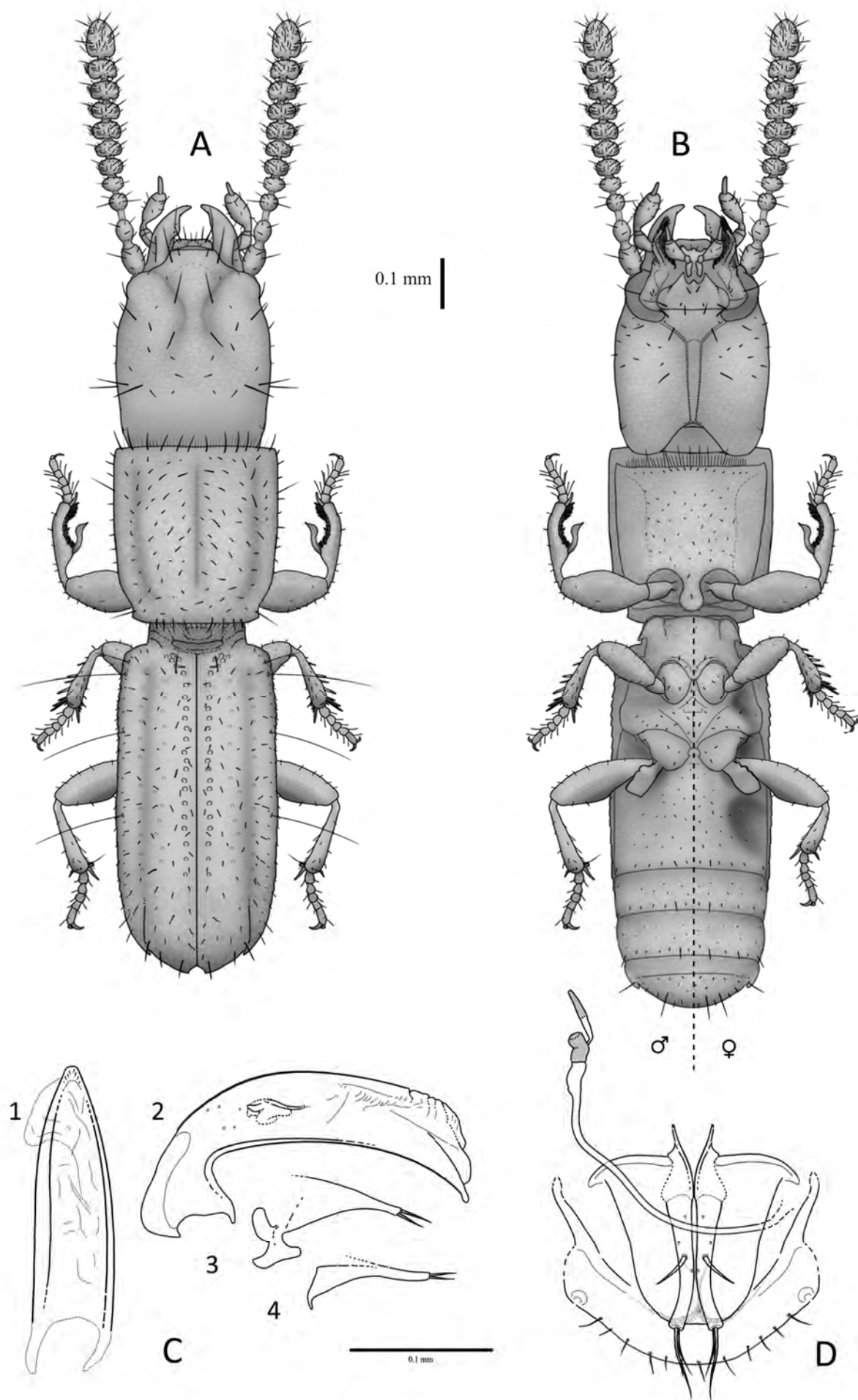


Fig. 73. *Typhlocharis carpetana* Zaballo, 1989. A.- *Habitus* dorsal. B.- *Habitus* ventral. Escala: 0.1 mm. C.- Genitalia masculina: 1) eedeago en vista dorsal, 2) eedeago en vista lateral, 3) parámero derecho, 4) parámero izquierdo. D.- Genitalia femenina. Escala: 0.1 mm.

triangular central más esclerotizada. Margen anterior del clípeo con un reborde suavemente curvado. Antenas moniliformes, con 11 antenómeros reniformes (**morfo 2**), el último piriforme. Pedúnculo del tercer antenómero moderadamente alargado (aproximadamente 0,72 veces la longitud del cuerpo del antenómero). *Sensilla coeloconica* (**sc**) en el último antenómero distribuidas en un patrón de una **sc** anterodorsal y una posterodorsal. Una **sc** ventral en los antenómeros 5º y 6º. Mandíbulas muy robustas. Mandíbula derecha con un diente terebral; mandíbula izquierda con un borde muy proyectado en forma de solapa. Labio sin características especiales, con un diente medio romo. Lígula con lóbulo medio triangular, bajo y paraglosas cortas. Gula de tipo estrecho, aproximadamente cuatro o cinco veces más larga que ancha. *Quetotaxia cefálica*: cinco pares de setas labrales (**s-l-m-s-m/m-s-m-l-s**), dos pares de setas clipeales (**l-s/s-l**), un par frontales, un par supraoculares, un par supraantennales, dos pares de setas occipitales y un par de setas genales, además de pubescencia dispersa por toda la capsula cefálica a excepción del cuello. Labio con un par de setas cerca de la base del diente medio, un par de setas largas cerca de la base de los epilobios y uno, a veces dos, pares de setas muy cortas cerca de la sutura posterior. Prebasilar con dos pares de setas cerca del margen anterior (el par lateral mucho más largo) y uno o dos pares de setas (el par lateral mucho más largo) en la región posterior, con una distribución irregular en distintos individuos. **TÓRAX** (Fig. 73 A y B): Pronoto subtrapezoidal, más largo (0,32-0,37 mm) que ancho (0,27-0,30 mm) suavemente estrechado en la parte posterior. Margen anterior recto, apenas crenulado, sin hiato medial. Margen posterior más o menos recto o levemente curvado. Dentículos posteriores de los márgenes laterales apenas insinuados o inapreciables. Superficie cubierta por microrreticulación subhexagonal. Disco aplanado, con una línea media y un par de surcos laterales longitudinales leves. *Quetotaxia*: un par de setas largas en el primer tercio de los márgenes laterales, un par de setas largas en los ángulos posteriores, una hilera de seis pares de setas [**l-l-l-l-l-l/l-l-l-l-l-l**] paralelas al margen anterior, cuatro pares de setas paralelas al margen posterior [**m-m-l-l-l-l-m-m**], una hilera de setas pequeñas y finas regularmente distribuidas en los márgenes anterior y posterior, una hilera de setas cortas en los márgenes laterales y cuatro o cinco pares de hileras longitudinales irregulares de pubescencia corta en el disco. Sutura del proepisterno visible. Apófisis prosternal redondeada. Margen anterior del prosterno con una hilera de setas largas y finas y entre seis y ocho pares de setas cortas paralelas a ella. Prosterno cubierto de pubescencia dispersa, ausente en los proepisternos. Mesoepisternos con un par de fosetas, muy leves en los machos, profundas en las hembras. Metaepisternos con un par de fosetas laterales profundas en ambos sexos, algo más acusadas en las hembras. **ÉLITROS** (Fig. 73 A): aproximadamente dos veces más largos (0,60-0,67 mm) que anchos (0,27-0,30 mm), subparalelos. Márgenes laterales con 19-21 dentículos leves, solo definidos en el primer tercio. Margen apical suavemente redondeado, con dos pares de dentículos, un par sutural, anguloso y apuntado, levemente curvado hacia dentro, y un par asociado a la 7ª estría. Ángulo humeral suavemente marcado. Disco aplanado, con carenas longitudinales laterales asociadas a la 7ª estría, formando unos surcos apreciables en el margen apical. Superficie con microrreticulación subhexagonal irregular. Poros elitrales grandes, muy definidos junto a la sutura media y en la región escutelar, pequeños y poco aparentes en disco y 7ª estría. Órgano transversal escutelar con margen recto. Un par de “ojales” muy pequeños y atrofiados junto a la base de los élitros. *Quetotaxia*: serie umbilicada con un grupo anterior de tres setas y un grupo posterior de una seta (**3+1**). Un par de setas escutelares. Sin setas discales aparentes. Cinco pares de hileras longitudinales de pubescencia discal medio-larga, irregular. Un par apical y dos pares subapicales de setas de tamaño medio. Márgenes laterales orlados con una seta corta en cada dentículo. **PATAS** (Fig. 73 B): con dimorfismo sexual. Profémur, protibia, mesofémur y mesotibia sin caracteres especiales. Solapa

metacoxal suavemente redondeada. Metatrocánteres suavemente angulosos, cuadrangulares, con una pequeña proyección dentiforme en el ángulo interno; en las hembras son casi redondeados. Metafémures sin caracteres especiales. Metatibias ligeramente engrosadas, con la región distal apenas dilatada. Mesotibias y metatibias notablemente más cortas y gruesas en las hembras, con forma de “basto”. Los machos presentan un pelo metatibial de longitud media-larga acompañado de una seta corta y muy robusta (“espolón”) en el margen interno. Este pelo aparece también en hembras, pero muy corto. Lado interno de los fémures liso. Tarsos claramente pentámeros en todas las patas. Uñas curvadas, simples. **ABDOMEN** (Fig. 73 B): cubierto por microrreticulación irregular. Espacio intermetacoxal estrecho. Un par de fosetas ventrales en el primer ventrito de las hembras, muy profundas; ausentes en los machos. Último ventrito con un “cinturón” de microescultura escamosa y fina (cada escama con el borde fina e irregularmente serrado en ambos sexos), margen posterior con un par de dientes laterales y seis u ocho pares de setas, con un marcado dimorfismo sexual: **I-(s)-s-s-I-s-s/s-I-s-I-s-s-(s)-I**. **GENITALIA MASCULINA** (Fig. 73 C 1-4): Edeago con lóbulo medio falciforme (longitud: 0,23 mm), lámina media suavemente curvada; más o menos recto en vista dorsal. Ápice subtriangular, estrecho y romo. Endofalo con escleritos cortos y robustos, curvados, en forma de “sillín de bicicleta”, con una corta proyección anterior. Parámeros subtriangulares, adelgazados en la zona distal, con dos setas apicales de tamaño medio-corto. Esclerito anular (IX esterno abdominal) subtriangular-arqueado con margen apical suavemente proyectado y romo (modelo 16, Fig. 55). **GENITALIA FEMENINA** (Fig. 73 D): acorde al modelo general descrito por VIGNA-TAGLIANTI (1972). Gonocoxitos tubulares robustos, con seta apical doble. Seta lateral en la parte media del gonocoxito, además de varios poros. Gonosubcoxitos estrechos y apuntados. Conducto espermatecal muy largo, con dos tramos: un tramo proximal, fino (0,004 mm de diámetro) y un tramo distal, grueso (0,008 mm de diámetro). Espermateca subcilíndrica-reniforme (longitud 0,021 mm). Glándula espermatecal tubular-cónica (longitud: 0,021 mm), distalmente esclerotizada. Armadura genital (segmento abdominal/terguito VIII) con margen liso y redondeado, cubierto por una hilera de setas finas; proyecciones laterales de tamaño medio-corto y finas.

***Typhlocharis jeannei* Zaballos, 1989**

Typhlocharis jeannei Zaballos: Zaballos, 1989: 278-282.

Typhlocharis jeannei Zaballos: Zaballos & Jeanne, 1994: 52.

Typhlocharis jeannei Zaballos: Zaballos & Ruíz-Tapiador, 1997: 106.

Typhlocharis jeannei Zaballos: Zaballos, 2003: 241.

Typhlocharis jeannei Zaballos: Lorenz, 2005: 202.

Locus Typicus: La Higuera, Ávila, España

Material estudiado:

HOLOTIPO: 1♂, La Higuera, Ávila, ESPAÑA, 28-04-1988, J.P. Zaballos leg. (Coll. J.P. Zaballos, UCM). **PARATIPOS:** 2♂♂, 4♀♀, mismos datos que el holotipo (Coll. J.P. Zaballos, UCM).

OTRO MATERIAL: 1♂, Ramacastañas, Ávila, ESPAÑA, 24-02-1990, M. Costas leg.; 1♂, “Monte nº 3”, Pelayo, Arenas de San Pedro, Ávila, ESPAÑA, 17-03-1990, M. Costas leg. (Coll. J.P. Zaballos, UCM).

Diagnosis:

Coleóptero endógeo de pequeño tamaño, anoftalmo, con cuerpo estrecho y subrectangular cubierto de tegumento microrreticulado y pubescencia dispersa. Vértex sin *pars stridens*. Mandíbulas robustas, con dimorfismo sexual. Clípeo curvado, labro suavemente escotado. Machos con cápsula cefálica más grande que en las hembras. Gula estrecha. Élitros con dos pares de denticúlos en el margen apical, asociados a la 7ª estría y a la sutura. Serie umbilicada con seis setas (4+2). Metatrocánteres con dimorfismo sexual acusado, mucho más angulosos en los machos. Machos con pelo metatibial perpendicular y “espolón”. Hembras con un par de fosetas ventrales profundas. Edeago falciforme, fuertemente curvado, con ápice subtriangular y estrecho. Escleritos del endofalo en forma de “C”. Genitalia femenina con gonocoxitos tubulares, con seta lateral; conducto espermatecal muy largo y espermateca subcilíndrica (Fig. 74).

Descripción:

Longitud 1,31-1,51 mm (machos), 1,35-1,40 mm (hembras). Insecto anoftalmo, despigmentado, de color amarillo pálido a marrón. Tegumento pubescente y microrreticulado (Fig. 74). **CABEZA** (Fig. 74 A y B): más ancha (0,30-0,35 mm) que larga (0,24-0,32 mm), con superficie microrreticulada (patrón subhexagonal). Dimorfismo sexual en las proporciones de la cápsula cefálica: más grande en machos, “normal” en hembras. Sin órgano estridulador (*pars stridens*). Depresión semilunar posterolateral en ambos lados de la cápsula cefálica. Labro suavemente escotado, con una zona triangular central más esclerotizada. Clípeo con margen anterior fuertemente curvado. Antenas moniliformes, con 11 antenómeros reniformes (**morfo 2**), el último piriforme. Pedúnculo del tercer antenómero no alargado. *Sensilla coeloconica* (**sc**) en el último antenómero distribuidas en un patrón de una **sc** anterodorsal y una posterodorsal. Una **sc** ventral en los antenómeros 5º y 6º. Mandíbulas robustas, con dimorfismo sexual: mandíbula derecha con un fuerte diente terebral en hembras, muy leve en machos; mandíbula izquierda con una proyección dentiforme-asolapada en machos, ausente en hembras. Labio sin características especiales, con un diente medio romo. Lígula con lóbulo medio triangular, muy apuntado y paraglosas largas. Gula de tipo estrecho, aproximadamente cuatro veces más larga que ancha. *Quetotaxia cefálica*: seis pares de setas labrales (**s-s-l-m-s-m/m-s-m-l-s-s**), dos pares de setas clipeales (**l-s/s-l**), un par frontales, dos pares supraoculares, un par supraantennales, dos pares de setas occipitales y un par de setas genales, además de pubescencia dispersa por toda la cápsula cefálica a excepción del cuello. Labio con un par de setas cerca de la base del diente medio, un par de setas largas cerca de la base de los epilobios y dos pares de setas muy cortas cerca de la sutura posterior. Prebasilar con dos pares de setas cerca del margen anterior (el par lateral más largo) y dos o tres pares de setas (aproximadamente de igual longitud) en la región posterior, de disposición variable entre individuos. **TÓRAX** (Fig. 74 A y B): Pronoto subtrapezoidal, más largo (0,35-0,40 mm) que ancho (0,32-0,36 mm) un poco estrechado en la parte posterior. Margen anterior recto, apenas crenulado, sin hiato medial. Margen posterior levemente curvado. De tres a cinco denticúlos posteriores de los márgenes laterales, bajos y romos. Superficie cubierta por

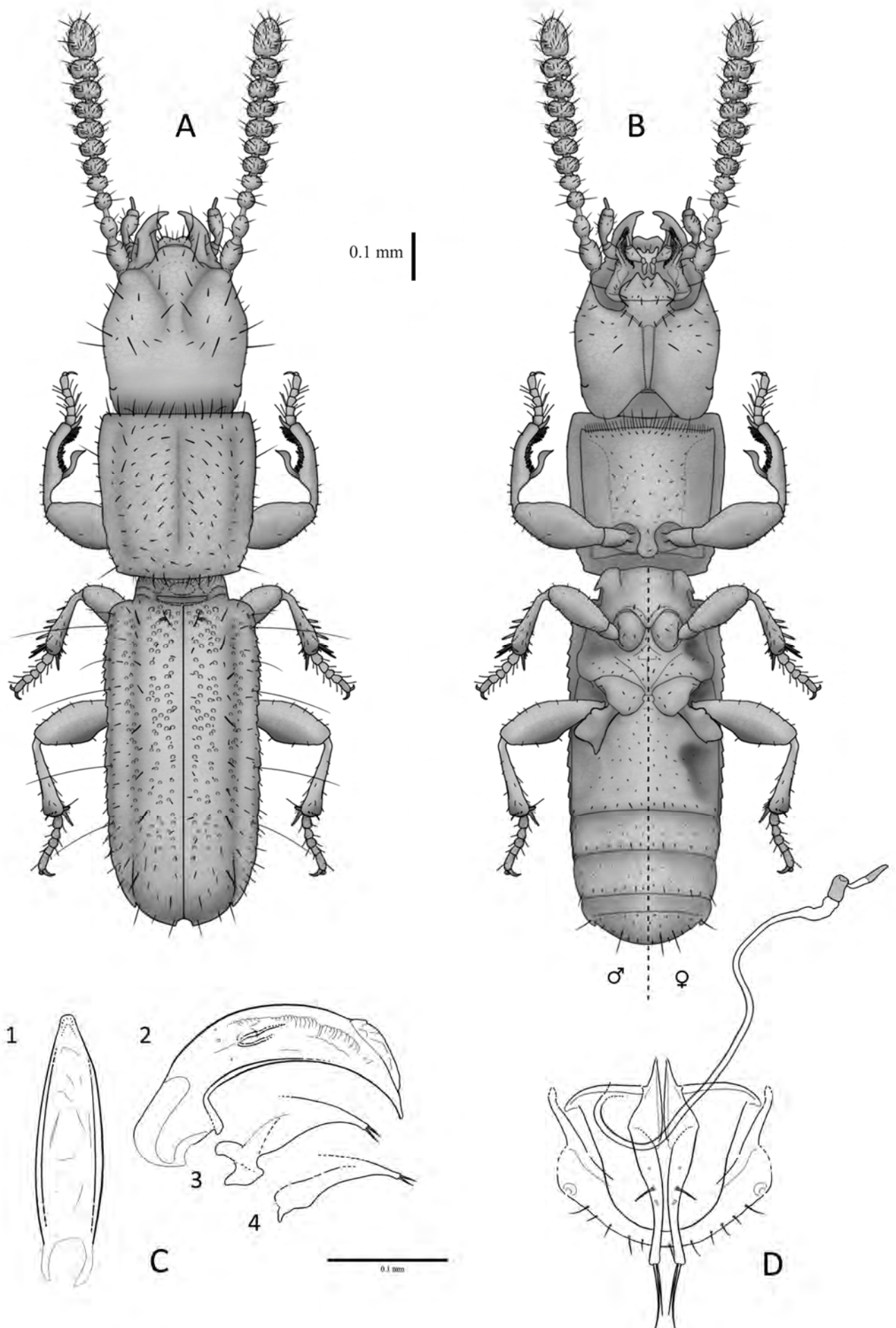


Fig. 74. *Typhlocharis jeannei* Zaballos, 1989. A.- *Habitus* dorsal. B.- *Habitus* ventral. Escala: 0.1 mm. C.- Genitalia masculina: 1) edeago en vista dorsal, 2) edeago en vista lateral, 3) parámetro derecho, 4) parámetro izquierdo. D.- Genitalia femenina. Escala: 0.1 mm.

microrreticulación subhexagonal. Disco aplanado, con una línea media y un par de surcos laterales longitudinales leves. *Quetotaxia*: un par de setas largas en el primer tercio de los márgenes laterales, un par de setas largas en los ángulos posteriores, una hilera de seis pares de setas [1-(1)-1-1-1-1-1/1-1-1-1-(1)-1-1] paralelas al margen anterior, dos o tres pares de setas paralelas al margen posterior [(s)-1-1/1-1-(s)], una hilera de setas pequeñas y finas regularmente distribuidas en los márgenes anterior y posterior, una hilera de setas cortas en los márgenes laterales y cinco pares de hileras longitudinales irregulares de pubescencia corta en el disco. Sutura del proepisterno visible. Apófisis prosternal redondeada. Margen anterior del prosterno con una hilera de setas largas y finas y entre seis y ocho pares de setas cortas paralelas a ella. Prosterno cubierto de pubescencia dispersa, ausente en los proepisternos. Mesoepisternos con un par de fosetas laterales, bien definidas en las hembras; suaves en los machos. Metaepisternos con un par de fosetas laterales profundas en las hembras, suaves en los machos. **ÉLITROS** (Fig. 74 A): Élitros: aproximadamente dos veces más largos (0,69-0,79 mm) que anchos (0,32-0,36 mm), subparalelos. Márgenes laterales con 20-25 dentículos, bien definidos, progresivamente más leves hacia atrás. Margen apical suavemente redondeado, con dos pares de dentículos, un par sutural, anguloso y apuntado, levemente curvado hacia dentro, y un par asociado a la 7ª estría. Ángulo humeral marcado. Disco aplanado, con carenas longitudinales laterales asociadas a la 7ª estría, formando unos surcos apreciables en el margen apical. Superficie con microrreticulación subhexagonal irregular. Poros elitrales grandes, muy definidos en la región escutelar, junto a la sutura media, en disco y en la 7ª estría. Órgano transversal escutelar con margen recto. Un par de “ojales” muy pequeños y atrofiados junto a la base de los élitros. *Quetotaxia*: serie umbilicada con un grupo anterior de cuatro setas y un grupo posterior de dos setas (4+2). Un par de setas escutelares y un par de setas destacadas paralelas a ellas. Sin setas discales verdaderas, pero con varias “pseudodiscals”, setas de la pubescencia destacadas del resto. Cinco o seis pares de hileras longitudinales de pubescencia discal larga o irregular, la tercera hilera presenta setas de distinta longitud. Un par apical y dos pares subapicales de setas de tamaño medio. Márgenes laterales orlados con una seta corta en cada dentículo. **PATAS** (Fig. 74 B): con dimorfismo sexual. Profémur, protibia, mesofémur y mesotibia sin caracteres especiales. Solapa metacoxal suavemente redondeada. Metatrocánteres muy angulosos, con una fuerte proyección dentiforme en el ángulo interno; en las hembras son mucho más leves y la proyección se reduce a un pequeño dentículo. Metafémures sin caracteres especiales. Metatibias con la región distal apenas dilatada. Los machos presentan un pelo metatibial de longitud media-larga acompañado de una seta corta y muy robusta (“espolón”) en el margen interno. Este pelo aparece también en hembras, pero muy corto. Lado interno de los fémures liso. Tarsos claramente pentámeros en todas las patas. Uñas curvadas, simples. **ABDOMEN** (Fig. 74 B): cubierto por microrreticulación irregular. Espacio intermetacoxal estrecho. Un par de fosetas ventrales en el primer ventrito de las hembras, muy profundas; ausentes en los machos. Último ventrito con un “cinturón” de microescultura escamosa y fina (cada escama con el borde fina e irregularmente serrado en ambos sexos), margen posterior con un par de muescas laterales y seis u ocho pares de setas, con un marcado dimorfismo sexual: 1-(s)-s-s-1-s-s-1-s-1-s-s-(s)-1. En las hembras, el margen posterior es levemente subtriangular. **GENITALIA MASCULINA** (Fig. 74 C 1-4): Edeago con lóbulo medio falciforme (longitud: 0,22 mm), lámina media fuertemente curvada hacia abajo; más o menos recto en vista dorsal. Ápice subtriangular, largo, estrecho y romo. Endofalo con escleritos cortos y esbeltos, curvados en forma de “C” o “U” tumbada. Parámetros subtriangulares, con dos setas apicales de tamaño corto-medio. Esclerito anular (IX externo abdominal) subtriangular-arqueado con margen apical suavemente proyectado, subtriangular, bajo (modelo 16, Fig. 55). **GENITALIA FEMENINA** (Fig. 74 D): acorde al modelo general descrito

por VIGNA-TAGLIANTI (1972). Gonocoxitos tubulares largos, con seta apical doble. Seta lateral en la parte media del gonocoxito, además de varios poros. Gonosubcoxitos estrechos y apuntados. Conducto espermatecal muy largo, con dos tramos: un tramo proximal, fino (0,004 mm de diámetro) y un tramo distal, grueso (0,010 mm de diámetro). Espermateca subcilíndrica (longitud 0,021 mm). Glándula espermatecal tubular-cónica (longitud: 0,02 mm), distalmente esclerotizada. Armadura genital (segmento abdominal/terguito VIII) con margen liso, suavemente subtriangular, cubierto por una hilera de setas finas; proyecciones laterales de tamaño medio, finas.

***Typhlocharis portilloi* Zaballos, 1991**

Typhlocharis portilloi Zaballos: Zaballos, 1991: 331-333.

Typhlocharis portilloi Zaballos: Zaballos & Jeanne, 1994: 53.

Typhlocharis portilloi Zaballos: Zaballos & Ruíz-Tapiador, 1997: 105.

Typhlocharis portilloi Zaballos: Zaballos, 2003: 241.

Typhlocharis portilloi Zaballos: Lorenz, 2005: 202.

Locus Typicus: Valdeñigos, Cáceres, España

Material estudiado:

HOLOTIPO: 1♂, Valdeñigos, Cáceres, ESPAÑA, 02-03-1989, J.P. Zaballos leg. (Coll. J.P. Zaballos, UCM). **PARATIPOS:** 5♂♂, 5♀♀, mismos datos que el holotipo; 2♂♂, Peraleda de la Mata, Cáceres, ESPAÑA, 21-04-1989, 310 m, J.P. Zaballos leg., 1♀, misma localidad, 02-03-1989, J.P. Zaballos leg.; 2♂♂, 2♀♀, Embalse de Valdecañas, Bohonal de Ibor, Cáceres, ESPAÑA, 21-04-1989, 320 m, J.P. Zaballos leg.; 1♀, Vega de Mesillas, Cáceres, ESPAÑA, 02-06-1988, 275 m, J.P. Zaballos leg.; 1♂, Romangordo, Cáceres, ESPAÑA, 10-01-1990, C. Hernán & L. Gómez leg., 1♀, misma localidad, 12-12-1989, C. Hernán & L. Gómez leg. (Coll. J.P. Zaballos, UCM).

OTRO MATERIAL: 2♂♂ (1046071, 1046201), 4♀♀ (1046069, 1046070, 1046202, 1046203), El Gordo (3 km, N) (39° 53' N, 05° 20' O), Toledo, ESPAÑA, 27-02-2013, 316 m, J.P. Zaballos & S. Pérez leg. (Coll. C. Andújar, NHM).

Diagnosis:

Coleóptero endógeo de pequeño tamaño, anoftalmo, con cuerpo estrecho y subrectangular cubierto de tegumento microrreticulado y pubescencia dispersa. Vértex sin *pars stridens*. Mandíbulas robustas, con dimorfismo sexual. Clípeo con una escotadura en “v” abierta, labro muy escotado. Machos con cápsula cefálica más grande que en las hembras. Gula estrecha. Élitros con dos pares de dentículos en el margen apical, asociados a la 7ª estría y a la sutura. Poros grandes y definidos. Serie umbilicada con cinco setas (3+2). Metatrocánteros con dimorfismo sexual acusado, mucho más angulosos en los machos. Machos con pelo metatibial y “espolón”. Hembras con un par de fosetas dobles y muy profundas. Edeago falciforme, curvado, con ápice subtriangular y estrecho. Escleritos del endofalo en forma de “sillín de bicicleta” con una proyección anterior larga y destacada. Genitalia femenina con gonocoxitos tubulares, con seta lateral; conducto espermatecal corto y grueso, espermateca subcilíndrica (Fig. 75).

Descripción:

Longitud 1,24-1,28 mm (machos), 1,21-1,24 mm (hembras). Insecto anoftalmo, despigmentado, de color amarillo pálido a marrón. Tegumento pubescente y microrreticulado (Fig. 75). **CABEZA** (Fig. 75 A y B): apenas más ancha (0,25-0,28 mm) que larga (0,24-0,28 mm), con superficie microrreticulada (patrón subhexagonal). Dimorfismo sexual en las proporciones de la cápsula cefálica: más grande en machos, “normal” en hembras. Sin órgano estridulador (*pars stridens*). Depresión semilunar posterolateral en ambos lados de la cápsula cefálica, algo leve. Labro fuertemente escotado, con una zona triangular central más esclerotizada. Margen anterior del clípeo con una escotadura en forma de “v” abierta. Antenas moniliformes, con 11 antenómeros reniformes (**morfo 2**), el último piriforme. Pedúnculo del tercer antenómero moderadamente alargado (aproximadamente 0,78 veces la longitud del cuerpo del antenómero). *Sensilla coeloconica* (sc) en el último antenómero distribuidas en un patrón de una sc anterodorsal y una

posterodorsal. Una **sc** ventral en los antenómeros 5° y 6°. Las mandíbulas presentan dimorfismo sexual, en los machos son robustas, con unos abultamientos cuticulares en la zona dorsal. Mandíbula derecha con un diente terebral y reborde marcado; mandíbula izquierda con un borde suavemente proyectado en solapa. En las hembras, estos rasgos están más suavizados. Labio sin características especiales, con un diente medio romo. Lígula con lóbulo medio triangular bajo, con un pequeño mamelón, y paraglosas largas. Gula de tipo estrecho, aproximadamente cuatro veces más larga que ancha. *Quetotaxia cefálica*: cinco o seis pares de setas labrales ((s)s-l-m-s-m/m-s-m-l-s(s)), dos pares de setas clipeales (l-s/s-l), un par frontales, dos pares supraoculares (anterior y posterior), un par supraantennales, dos pares de setas occipitales y un par de setas genales, además de pubescencia dispersa por toda la cápsula cefálica a excepción del cuello. Labio con un par de setas cerca de la base del diente medio, un par de setas largas cerca de la base de los epilobios, un par de setas muy cortas cerca del ápice de los epilobios y uno o dos pares de setas muy cortas cerca de la sutura posterior. Prebasilar con dos pares de setas cerca del margen anterior (el par lateral mucho más largo), un par lateral de setas muy cortas en la zona media y dos pares de setas (el par lateral mucho más largo) en la región posterior, con una distribución irregular en distintos individuos. **TÓRAX** (Fig. 75 A y B): Pronoto subtrapezoidal alargado, más largo (0,34-0,35 mm) que ancho (0,27-0,28 mm) estrechado en la parte posterior. Margen anterior recto, apenas crenulado, sin hiato medial. Margen posterior levemente curvado. Márgenes laterales con tres dentículos posteriores apenas esbozados. Superficie cubierta por microrreticulación subhexagonal. Disco aplanado, con una línea media y un par de surcos laterales longitudinales leves. *Quetotaxia*: un par de setas largas en el primer tercio de los márgenes laterales, un par de setas largas en los ángulos posteriores, una hilera de seis o siete pares de setas [l-(l)-l-l-l-l-l/l-l-l-l-l-(l)-l] paralelas al margen anterior, cuatro pares de setas paralelas al margen posterior [s-m-l-l/l-l-m-s], una hilera de setas pequeñas y finas regularmente distribuidas en los márgenes anterior y posterior, una hilera de setas cortas en los márgenes laterales y cuatro o cinco pares de hileras longitudinales irregulares de pubescencia corta en el disco. Sutura del proepisterno visible. Apófisis prosternal redondeada. Margen anterior del prosterno con una hilera de setas largas y finas y entre seis y ocho pares de setas cortas paralelas a ella. Prosterno cubierto de pubescencia dispersa, ausente en los proepisternos. Mesoepisternos con un par de fosetas laterales, profundas en las hembras; muy suaves en los machos. Metaepisternos con un par de fosetas laterales profundas en las hembras, muy suaves en los machos. **ÉLITROS** (Fig. 75 A): aproximadamente dos veces más largos (0,62-0,65 mm) que anchos (0,27-0,28 mm), subparalelos. Márgenes laterales con 16-20 dentículos leves, solo definidos en el primer tercio. Margen apical suavemente redondeado, con dos pares de dentículos: un par asociado a la 7ª estría, constante y un par sutural, muy variable, entre muy anguloso y apuntado, levemente curvado hacia dentro (típico en hembras), y muy romo, apenas insinuado (típico en machos). Ángulo humeral suavemente marcado. Disco aplanado, con carenas longitudinales laterales asociadas a la 7ª estría, formando unos surcos apreciables en el margen apical. Superficie con microrreticulación subhexagonal irregular. Poros elitrales grandes, muy definidos, en región escutelar, sutura media, disco y 7ª estría. Órgano transversal escutelar con margen recto. Un par de “ojales” muy pequeños y atrofiados junto a la base de los élitros. *Quetotaxia*: serie umbilicada con un grupo anterior de tres setas y un grupo posterior de dos setas (3+2). Algunos ejemplares (T-61 y 1046070) presentan serie umbilicadas aberrantes de tipo 4+2/3+2. Un par de setas escutelares y un par de setas destacadas paralelas a ellas. Sin setas discales verdaderas, pero con varias “pseudodiscals”, la pubescencia de la tercera hilera presenta setas de longitud alterna e irregular, largas y cortas. Cinco o seis pares de hileras longitudinales de pubescencia discal larga o irregular. Un par de setas apical y dos pares de subapicales, de

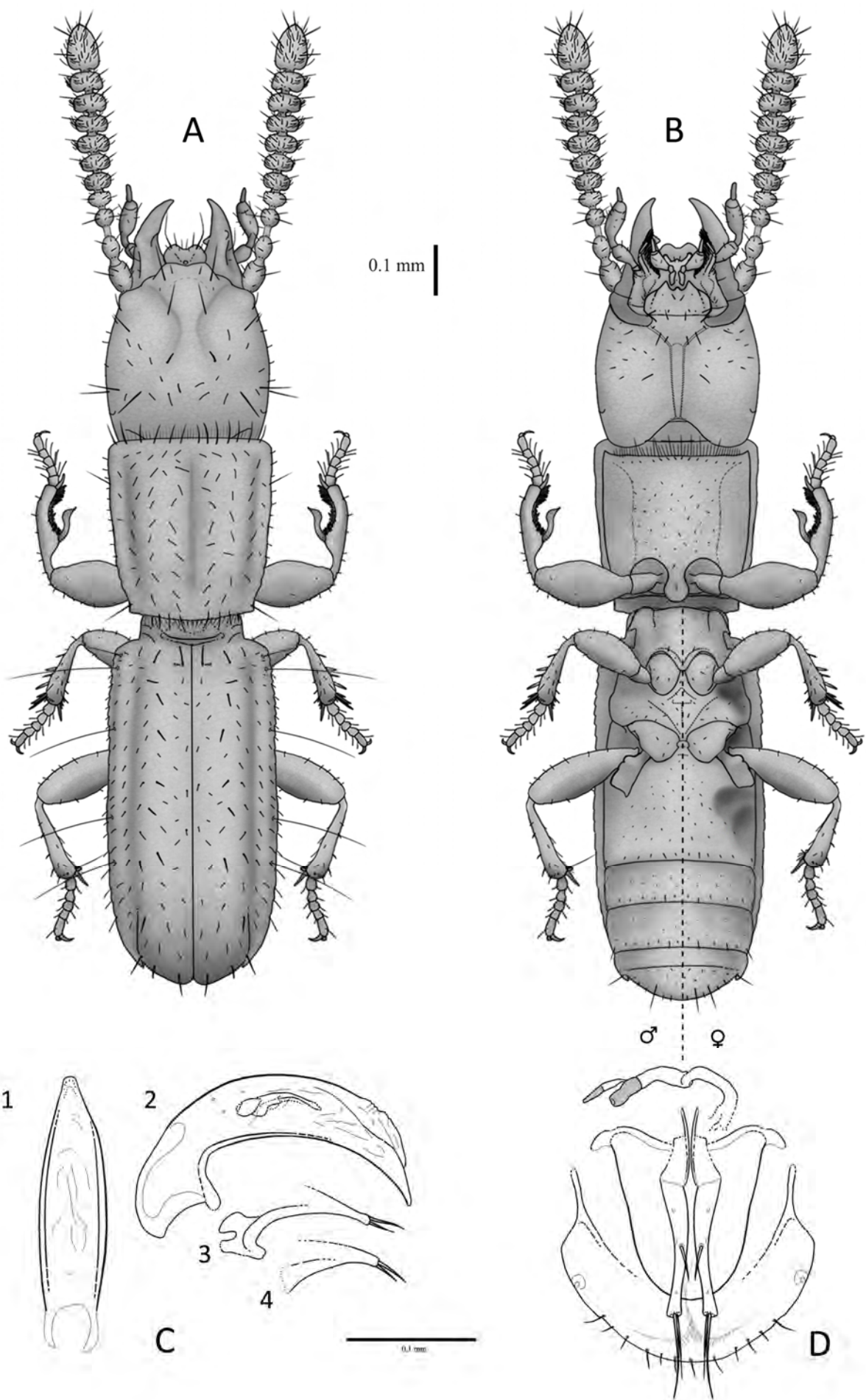


Fig. 75. *Typhlocharis portilloi* Zaballo, 1991. A.- *Habitus* dorsal. B.- *Habitus* ventral. Escala: 0.1 mm. C.- Genitalia masculina: 1) eedeago en vista dorsal, 2) eedeago en vista lateral, 3) parámero derecho, 4) parámero izquierdo. D.- Genitalia femenina. Escala: 0.1 mm.

longitud media-larga. Márgenes laterales orlados con una seta corta en cada dentículo. **PATAS** (Fig. 75 B): con dimorfismo sexual. Profémur, protibia, mesofémur y mesotibia sin caracteres especiales. Solapa metacoxal suavemente redondeada. Metatrocánteres angulosos, con una pequeña proyección dentiforme en el ángulo interno; en las hembras son más suaves, cuadrangulares. Metafémures sin caracteres especiales. Metatibias ligeramente engrosadas, con la región distal apenas dilatada, mazudas, más cortas y gruesas en las hembras. En el margen interno distal, los machos presentan un pelo metatibial largo acompañada de una seta corta y muy robusta (“espolón”) en el margen interno. Este pelo aparece también en hembras, pero muy corto. Lado interno de los fémures liso. Tarsos claramente pentámeros en todas las patas. Uñas curvadas, simples. **ABDOMEN** (Fig. 75 B): cubierto por microrreticulación irregular. Espacio intermetacoxal no ensanchado. Un par de fosetas ventrales dobles y muy profundas en el primer ventrito de las hembras; ausentes en los machos. Último ventrito con un “cinturón” de microescultura escamosa y fina (cada escama con el borde fina e irregularmente serrado en ambos sexos), margen posterior con un par de muescas laterales y seis u ocho pares de setas, con un marcado dimorfismo sexual: **I-(s)-s-s-I-s-s/I-s-I-s-s-(s)-I**. **GENITALIA MASCULINA** (Fig. 75 C 1-4): Edeago con lóbulo medio falciforme (longitud: 0,21 mm), robusto, lámina media curvada; más o menos recto en vista dorsal. Ápice subtriangular, estrecho y romo. Endofalo con escleritos cortos y robustos, curvados, en forma de “sillín de bicicleta”, con una proyección anterior muy larga y destacada. Parámetros subtriangulares, con dos setas apicales de tamaño medio, desiguales. Esclerito anular (IX externo abdominal) subtriangular-arqueado con margen apical suavemente proyectado y romo, ligeramenre ladeado (modelo 15, Fig. 55). **GENITALIA FEMENINA** (Fig. 75 D): acorde al modelo general descrito por VIGNA-TAGLIANTI (1972). Gonocoxitos tubulares robustos, con seta apical doble. Seta lateral en la parte media del gonocoxito, además de varios poros. Gonosubcoxitos estrechos y apuntados. Conducto espermatecal corto-medio, constantemente grueso (0,009 mm de diámetro), con un pliegue característico hacia la mitad de su longitud. Espermateca subcilíndrica (longitud 0,027 mm). Glándula espermatecal tubular-cónica (longitud: 0,018 mm), distalmente esclerotizada. Armadura genital (segmento abdominal/terguito VIII) con margen liso y redondeado (en algunos ejemplares, subtriangular), cubierto por una hilera de setas finas; proyecciones laterales de tamaño medio-corto, finas.

paralelas al margen posterior [**s-l-s/s-l-s**], una hilera de setas pequeñas y finas regularmente distribuidas en los márgenes anterior y posterior, una hilera de setas cortas en los márgenes laterales y cuatro (o cinco) pares de hileras longitudinales irregulares de pubescencia corta en el disco. Sutura del proepisterno visible. Apófisis prosternal redondeada. Margen anterior del prosterno con una hilera de setas largas y finas y entre seis y ocho pares de setas cortas paralelas a ella. Prosterno cubierto de pubescencia dispersa, ausente en los proepisternos. Mesoepisternos apenas hundidos. Metaepisternos con una foseta lateral profunda en hembras, ausente o muy leve en machos. **ÉLITROS** (Fig. 76 A): aproximadamente dos veces más largos (0,65-0,67 mm) que anchos (0,31-0,32 mm), subparalelos. Márgenes laterales con aproximadamente 23 denticulos, bien definidos, patentes en toda la longitud del margen. Margen apical suavemente redondeado, con un par de denticulos asociado a la 7ª estría y un par de ángulos muy marcados junto a la sutura (algo más suaves en las hembras), sin formar verdaderos denticulos. Ángulo humeral suavemente marcado. Disco aplanado, con carenas longitudinales laterales asociadas a la 7ª estría, formando unos surcos apreciables en el margen apical. Superficie con microrreticulación subhexagonal irregular. Poros elitrales bien definidos, en región escutelar, 7ª estría y parte del disco. Órgano transversal escutelar con margen irregular, casi festoneado. Un par de “ojales” en forma de ranura junto a la base de los élitros. *Quetotaxia*: serie umbilicada con un grupo anterior de cuatro setas y un grupo posterior de tres (**4+3**). Par de setas escutelares indistinguible de la pubescencia circundante. Sin setas disciales aparentes. Aproximadamente cinco pares de hileras longitudinales de pubescencia discal medio-larga. Un par de setas apical y dos pares de subapicales, de longitud media. Márgenes laterales orlados con una seta corta en cada denticulo. **PATAS** (Fig. 76 B): con dimorfismo sexual. Profémur, protibia y mesofémur sin caracteres especiales. Solapa metacoxal suavemente redondeada. Mesotibias con dos grandes proyecciones dentiformes en la zona distal del margen interno, mucho más suaves en hembras, asociadas a dos setas perpendiculares cortas. Metatrocánteres redondeados. Metafémures suavemente angulosos. Metatibias con la región distal muy dilatada y una o dos proyecciones dentiformes leves en la zona distal interna, mucho más suaves en hembras, asociadas a una seta perpendicular de longitud media (en ambos sexos). Lado interno de los fémures liso. Tarsos pentámeros en todas las patas. Uñas curvadas, simples. **ABDOMEN** (Fig. 76 B): cubierto por microrreticulación irregular. Espacio intermetacoxal no ensanchado. Sin fosetas ventrales. Último ventrito con un “cinturón” de microescultura escamosa y fina (cada escama con el borde fina e irregularmente serrado en ambos sexos), margen posterior con un par de muescas laterales (bien desarrolladas y asociadas a un espacio en “c” característico) y seis u ocho pares de setas, con marcado dimorfismo sexual: **l-(s)-s-s-l-s-s/s-l-s-l-s-s-(s)-l**. **GENITALIA MASCULINA** (Fig. 76 C 1-4): Edeago con lóbulo medio muy recurvado (longitud: 0,23 mm); subrecto en vista dorsal. Ápice romo, ancho y espatulado. Endofalo con escleritos cortos e irregulares, en forma de letra “**τ**”. Parámetros subtriangulares, con dos setas apicales de tamaño medio. Esclerito anular (IX esterno abdominal) desconocido, perdido en los dos machos estudiados. **GENITALIA FEMENINA** (Fig. 76 D): acorde al modelo general descrito por VIGNA-TAGLIANTI (1972). Gonocoxitos tubulares robustos, con seta apical doble. Seta lateral en la parte distal del gonocoxito, además de varios poros. Gonosubcoxitos apuntados, en forma de lágrima. Conducto espermatecal medio-largo, con dos regiones: una proximal, fina (0,003 mm de diámetro) y una distal, gruesa (0,012 mm de diámetro). Espermateca esferoidal, grande y turgente (longitud 0,037 mm). Glándula espermatecal cónica (longitud: 0,021 mm), distalmente esclerotizada. Armadura genital (segmento abdominal/terguito VIII) con margen liso y redondeado (en algunos ejemplares, suavemente subtriangular), cubierto por una hilera de setas finas; proyecciones laterales de tamaño medio-corto, finas y bastante abiertas (formando una amplia “V”).

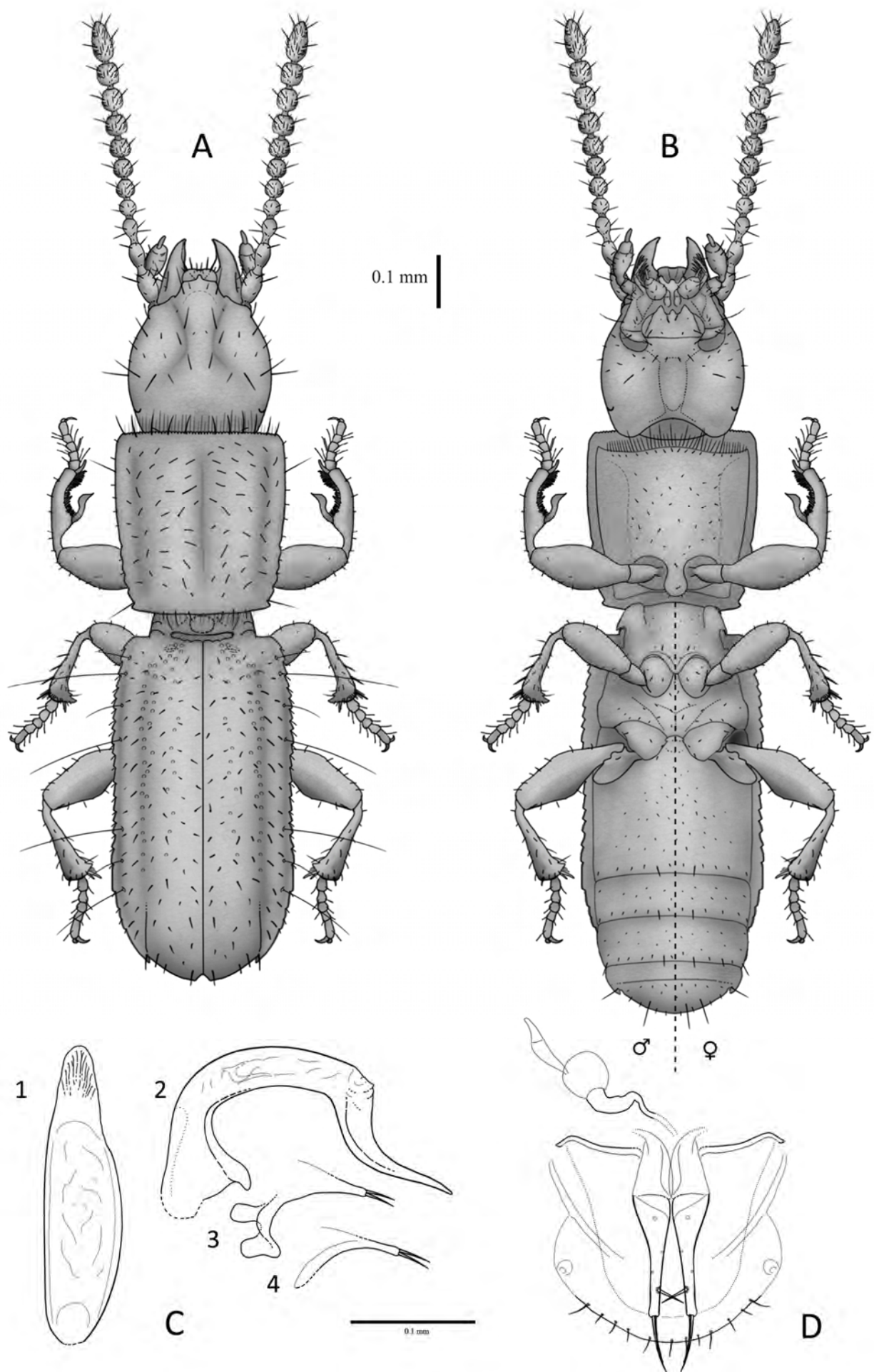


Fig. 76. *Typhlocharis gomezi* Zaballo, 1991. A.- *Habitus* dorsal. B.- *Habitus* ventral. Escala: 0.1 mm. C.- Genitalia masculina: 1) eedeago en vista dorsal, 2) eedeago en vista lateral, 3) parámero derecho, 4) parámero izquierdo. D.- Genitalia femenina. Escala: 0.1 mm.

***Typhlocharis wrasei* Zaballos & Farinós, 1995**

Typhlocharis wrasei Zaballos & Farinós: Zaballos & Farinós, 1995: 91.

Typhlocharis wrasei Zaballos & Farinós: Zaballos & Ruíz-Tapiador, 1997: 105.

Typhlocharis wrasei Zaballos & Farinós: Zaballos, 2003: 241.

Typhlocharis wrasei Zaballos & Farinós: Lorenz, 2005: 203.

Locus Typicus: Membrío, Cáceres, España

Material estudiado:

HOLOTIPO: 1♂, Membrío (Clavería), Cáceres, ESPAÑA, 18-12-1991, 350 m, J.P. Zaballos leg. (Coll. J.P. Zaballos, UCM). **PARATIPOS:** 2♂♂, 1♀, mismos datos que el holotipo, 2 ♀♀, misma localidad, 09-11-1991, J.P. Zaballos leg. (Coll. J.P. Zaballos, UCM).

OTRO MATERIAL: 1♂ (1046081), 4♀♀ (1046082, 1046083, 1046204, 1046205), Membrío (5 km, NO) (39° 32' N, 07° 05' O), Cáceres, ESPAÑA, 19-04-2013, 380 m, C. Andújar, J. Lencina, S. Pérez & J.P. Zaballos leg. (Coll. C. Andújar, NHM).

Diagnosis:

Coleóptero endógeo de pequeño tamaño, anoftalmo, con cuerpo estrecho y subrectangular cubierto de tegumento microrreticulado y pubescencia dispersa. Vértex con *pars stridens*. Clípeo con diente medio. Margen anterior del pronoto fuertemente crenulado. Élitros con dos pares de denticulos en el margen apical, asociados a la 7ª estría y a la sutura. Serie umbilicada con seis setas (4+2). Patas con dimorfismo sexual: mesotrocánter, mesofémur, mesotibias, metatrocánter, metafémur y metatibias, con proyecciones dentiformes mucho más desarrolladas en los machos. Hembras con un par de fosetas ventrales profundas. Edeago falciforme, con ápice estrecho y romo. Escleritos del endofalo en forma de “<” o letra “τ”. Genitalia femenina con gonocoxitos tubulares, con seta lateral; spermateca subesférica, grande (Fig. 77).

Descripción:

Longitud 1,24-1,41 mm (machos), 1,27-1,32 mm (hembras). Insecto anoftalmo, despigmentado, de color amarillo pálido. Tegumento pubescente y microrreticulado (Fig. 77). **CABEZA** (Fig. 77 A y B): más ancha (0,28-0,32 mm) que larga (0,21-0,29 mm), con superficie microrreticulada (patrón subhexagonal). Órgano estridulador (*pars stridens*) en la región del vértex, en ambos sexos. Depresión semilunar posterolateral en ambos lados de la cápsula cefálica. Labro subrectangular, con una zona triangular central más esclerotizada. Clípeo con un diente medio en el margen anterior. Antenas moniliformes, con 11 antenómeros progresivamente subcuadrados (**morfo 1**), el último piriforme. Pedúnculo del tercer antenómero corto. *Sensilla coeloconica* (**sc**) del último antenómero distribuidas en un patrón de tres **sc** anterodorsales y una posterodorsal. Una **sc** ventral en los antenómeros 5º y 6º. Mandíbula derecha sin dientes terebrales. Mandíbula izquierda con un borde marcado, a veces suavemente proyectado en solapa. Labio sin características especiales, con un diente medio romo. Lígula con lóbulo medio curvado y paraglosas largas. Gula de tipo ancho, aproximadamente dos veces más larga que ancha. *Quetotaxia cefálica*: cinco o seis pares de setas labrales ((**s**)-**s-l-m-s-m/m-s-m-l-s**(**s**)), dos pares de setas clipeales (**l-s/s-l**), un par frontales, dos pares supraoculares (anterior y posterior), un par supraantennales, dos pares de setas occipitales y un par de setas genales, además de pubescencia dispersa por toda la cápsula cefálica a excepción del cuello. Labio con un par de setas cerca de la base del diente medio, un par de setas largas cerca de la base de los epilobios, un par de setas muy cortas cerca del ápice de los epilobios y uno o dos pares de setas muy cortas cerca de la sutura posterior. Prebasilar con dos pares de setas cerca del margen anterior (el par lateral mucho más largo) un par lateral de setas muy cortas en la zona media y dos pares de setas (el par lateral mucho más largo) en la región posterior, con una distribución variable en distintos individuos. **TÓRAX** (Fig. 77 A y B): Pronoto subtrapezoidal-subrectangular, más largo (0,35-0,38 mm) que ancho (0,31-0,35 mm) estrechado en la parte posterior. Margen anterior más o menos recto o levemente curvado hacia dentro, fuertemente crenulado, sin hiato medial. Margen posterior entre recto y levemente curvado. Márgenes laterales con tres o cuatro denticulos posteriores, romos pero

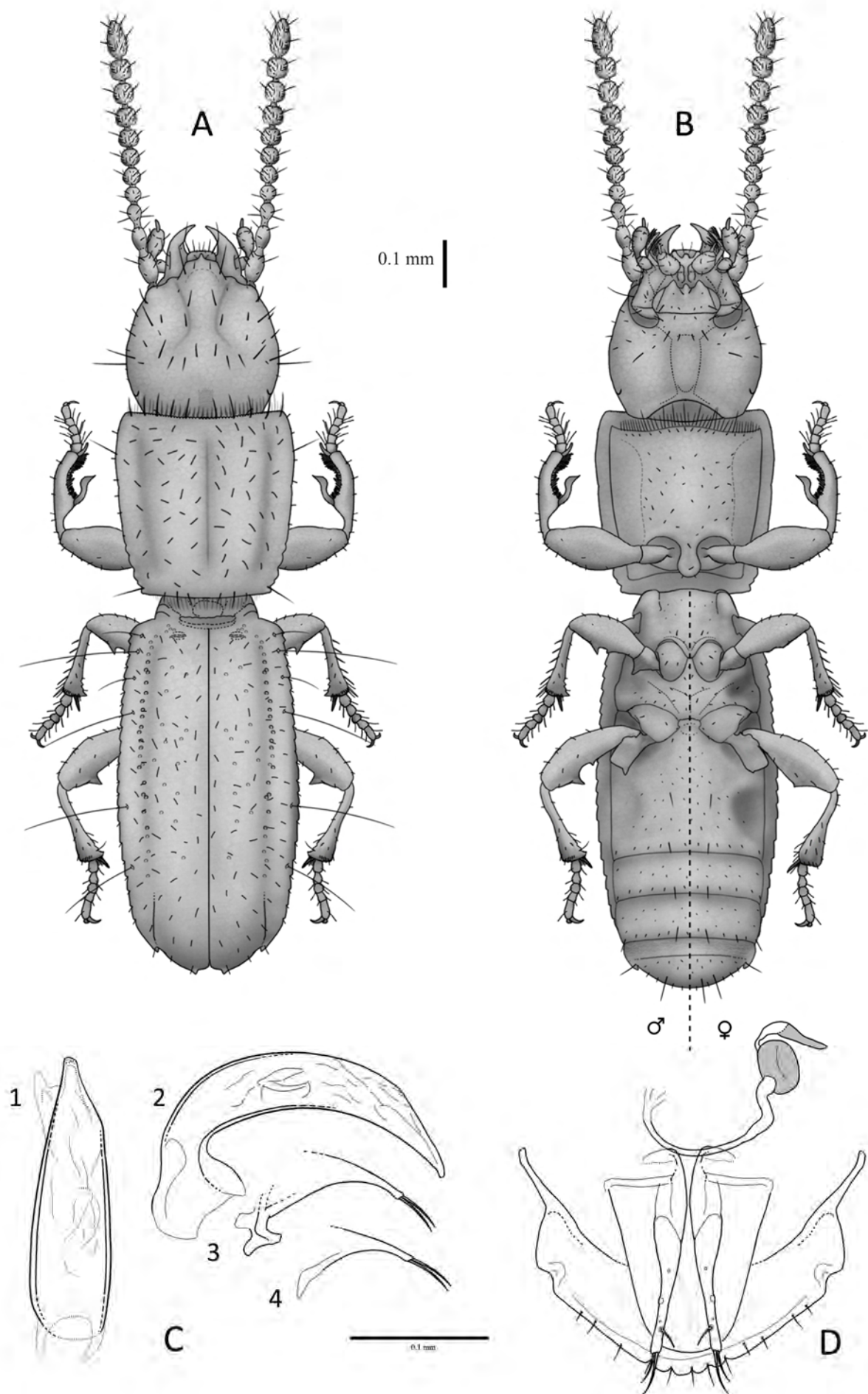


Fig. 77. *Typhlocharis wrasei* Zaballos & Farinós, 1995. A.- *Habitus* dorsal. B.- *Habitus* ventral. Escala: 0.1 mm. C.- Genitalia masculina: 1) edeago en vista dorsal, 2) edeago en vista lateral, 3) parámetro derecho, 4) parámetro izquierdo. D.- Genitalia femenina. Escala: 0.1 mm.

bien definidos. Superficie cubierta por microrreticulación subhexagonal. Disco aplanado, con una línea media y un par de surcos laterales longitudinales leves. *Quetotaxia*: un par de setas largas en el primer tercio de los márgenes laterales, un par de setas largas en los ángulos posteriores, una hilera de cinco pares de setas [l-l-l-l-l/l-l-l-l-l] paralelas al margen anterior, tres pares de setas paralelas al margen posterior [s-l-s/s-l-s], una hilera de setas pequeñas y finas regularmente distribuidas en los márgenes anterior (lanceoladas) y posterior (filiformes), una hilera de setas cortas en los márgenes laterales y cuatro o cinco pares de hileras longitudinales irregulares de pubescencia corta en el disco. Sutura del proepisterno visible. Apófisis prosternal redondeada. Margen anterior del prosterno con una hilera de setas largas y finas y entre seis y ocho pares de setas cortas paralelas a ella. Prosterno cubierto de pubescencia dispersa, ausente en los proepisternos. Mesoepisternos con un par de fosetas laterales profundas en las hembras, ausentes en los machos. Metaepisternos con un par de fosetas laterales profundas, en ambos sexos. **ÉLITROS** (Fig. 77 A): aproximadamente dos veces más largos (0,66-0,74 mm) que anchos (0,31-0,38 mm), subparalelos. Márgenes laterales con 21-24 dentículos, bien definidos, progresivamente más leves hacia posterior. Margen apical suavemente redondeado, con dos pares de dentículos: un par asociado a la 7ª estría y un par sutural, apuntando ligeramente hacia dentro. Ángulo humeral suavemente marcado. Disco aplanado, con carenas longitudinales laterales asociadas a la 7ª estría, formando unos surcos apreciables en el margen apical. Superficie con microrreticulación subhexagonal irregular. Poros elitrales bien definidos en 7ª estría, leves y dispersos en región escutelar y disco. Órgano transversal escutelar con margen irregular, casi festoneado. Un par de “ojales” en forma de ranura junto a la base de los élitros. *Quetotaxia*: serie umbilicada con un grupo anterior de cuatro setas y un grupo posterior de dos (4+2). Par de setas escutelares indistinguible de la pubescencia circundante. Sin setas discales. Aproximadamente cinco pares de hileras longitudinales de pubescencia discal medio-larga. Par apical y dos pares de subapicales cortas, indistinguibles de la pubescencia circundante. Márgenes laterales orlados con una seta corta en cada dentículo. **PATAS** (Fig. 77 B): con dimorfismo sexual. Profémur y protibia sin caracteres especiales. Solapa metacoxal suavemente redondeada. Mesotrocánteres de los machos con una proyección espiniforme, ausente en las hembras. Mesofémures con dos dientes grandes y definidos en los machos, leves y romos en las hembras. Mesotibias con dos o tres proyecciones dentiformes en la zona distal interna de los machos, prácticamente ausentes en las hembras. Metatrocánteres angulosos, con una proyección dentiforme en el ángulo interno; en las hembras son más suaves, cuadrangulares. Metafémures con uno o dos dientes muy grandes en el margen interno de los machos, mucho más leves (anguloso) en hembras. Metatibias muy dilatadas distalmente, con dos o tres proyecciones dentiformes en la zona distal interna en machos, apenas insinuados en las hembras. Ambos sexos presentan una seta perpendicular de tamaño medio en el margen interno. Lado interno de los fémures liso. Tarsos claramente pentámeros en todas las patas. Uñas curvadas, simples. **ABDOMEN** (Fig. 77 B): cubierto por microrreticulación irregular. Espacio intermetacoxal ensanchado. Un par de fosetas ventrales profundas en el primer ventrito de las hembras; leves en los machos. Último ventrito con un “cinturón” de microescultura escamosa y fina (cada escama con el borde fina e irregularmente serrado en ambos sexos), margen posterior con un par de muescas laterales y seis u ocho pares de setas, con un marcado dimorfismo sexual: l-(s)-s-s-l-s-s/s-l-s-l-s-s-(s)-l. **GENITALIA MASCULINA** (Fig. 77 C 1-4): Edeago con lóbulo medio falciforme (longitud: 0,21 mm), lámina media suavemente curvada; más o menos recto en vista dorsal. Ápice subtriangular, estrecho y romo. Endofalo con escleritos cortos e irregulares, en forma de “<” o letra “τ”. Parámetros subtriangulares, esbeltos, con dos setas apicales de tamaño medio. Esclerito anular (IX externo abdominal) arqueado con margen apical muy ancho y redondeado, apenas proyectado (modelo 18, Fig. 55).

GENITALIA FEMENINA (Fig. 77 D): acorde al modelo general descrito por VIGNA-TAGLIANTI (1972). Gonocoxitos tubulares, con seta apical doble. Seta lateral en la parte distal del gonocoxito, además de varios poros. Gonosubcoxitos en forma de lágrima con una proyección distal acodada. Conducto espermatecal largo, con dos tramos: uno proximal, fino (0,004 mm de diámetro) y un tramo distal, grueso (0,007 mm de diámetro). Espermateca subesférica (longitud 0,037 mm), algo aplastada y de gran tamaño. Glándula espermatecal cónica (longitud: 0,036 mm), distalmente esclerotizada. Armadura genital (segmento abdominal/terguito VIII) con margen subtriangular y festoneado, cubierto por una hilera de setas finas; proyecciones laterales de tamaño medio-corto, finas y bastante abiertas (formando una amplia “V”).

***Typhlocharis hiekei* Zaballos & Farinós, 1995**

Typhlocharis hiekei Zaballos & Farinós: Zaballos & Farinós, 1995: 91-93.

Typhlocharis hiekei Zaballos & Farinós: Zaballos & Ruíz-Tapiador, 1997: 105.

Typhlocharis hiekei Zaballos & Farinós: Zaballos, 2003: 241.

Typhlocharis hiekei Zaballos & Farinós: Lorenz, 2005: 202.

Locus Typicus: Herrera de Alcántara, Cáceres, España

Material estudiado:

HOLOTIPO: 1♂, Regato de las Tomasas, Herrera de Alcántara, Cáceres, ESPAÑA, 18-12-1991, 200 m, J.P. Zaballos leg. (Coll. J.P. Zaballos, UCM). **PARATIPOS:** 9♂♂, 9♀♀, mismos datos que el holotipo. (Coll. J.P. Zaballos, UCM).

OTRO MATERIAL: 1♂ (1046077), 2♀♀ (1046078, 1046079), Regato de las Tomasas, Herrera de Alcántara (39° 36' N, 07° 19' O), Cáceres, ESPAÑA, 19-04-2013, 243 m, C. Andújar, J. Lencina, S. Pérez & J.P. Zaballos leg. (Coll. C. Andújar, NHM).

Diagnosis:

Coleóptero endógeo de pequeño tamaño, anoftalmo, con cuerpo estrecho y subrectangular cubierto de tegumento microrreticulado y pubescencia dispersa. Vértex con *pars stridens*. Clípeo con diente medio. Margen anterior del pronoto fuertemente crenulado. Élitros con un par de dentículos en el margen apical, asociados a la 7ª estría y un par de ángulos muy marcados junto a la sutura. Serie umbilicada con seis setas (4+2). Patas con dimorfismo sexual: mesotrocánter, mesotibias, metatrocánter y metatibias, con proyecciones dentiformes mucho más desarrolladas en los machos. Hembras con un par de fosetas ventrales leves. Edeago muy recurvado, ápice ancho y romo, con una fina proyección media. Escleritos del endofalo cortos e irregulares. Genitalia femenina con gonocoxitos tubulares, con seta lateral; espermateca subesférica, grande y turgente (Fig. 78).

Descripción:

Longitud 1,16-1,29 mm (machos), 1,17-1,19 mm (hembras). Insecto anoftalmo, despigmentado, de color amarillo pálido. Tegumento pubescente y microrreticulado (Fig. 78). **CABEZA** (Fig. 78 A y B): más ancha (0,25-0,28 mm) que larga (0,20-0,25 mm), con superficie microrreticulada (patrón subhexagonal). Órgano estridulador (*pars stridens*) en la región del vértex, en ambos sexos. Depresión semilunar posterolateral en ambos lados de la cápsula cefálica. Labro subrectangular, con una zona triangular central más esclerotizada. Clípeo con un diente medio en el margen anterior. Antenas moniliformes, con 11 antenómeros progresivamente subcuadrados (**morfo 1**), el último piriforme. Pedúnculo del tercer antenómero corto. *Sensilla coeloconica* (**sc**) del último antenómero distribuidas en un patrón de tres **sc** anterodorsales y una posterodorsal. Una **sc** ventral en los antenómeros 5º y 6º. Mandíbula derecha sin dientes terebrales. Mandíbula izquierda con un borde marcado, a veces suavemente proyectado en solapa. Labio sin características especiales, con un diente medio romo. Lígula con lóbulo medio curvado, paraglosas largas. Gula de tipo ancho, aproximadamente dos veces más larga que ancha. *Quetotaxia cefálica*: cinco pares de setas labrales (**s-l-m-s-m/m-s-m-l-s**), dos pares de setas clipeales (**l-s/s-l**),

un par frontales, dos pares supraoculares (anterior y posterior), un par supraantennales, dos pares de setas occipitales y un par de setas genales, además de pubescencia dispersa por toda la cápsula cefálica a excepción del cuello. Labio con un par de setas cerca de la base del diente medio, un par de setas largas cerca de la base de los epilobios, un par de setas muy cortas cerca del ápice de los epilobios y uno o dos pares de setas muy cortas cerca de la sutura posterior. Prebasilar con uno o, raramente, dos pares de setas cerca del margen anterior, un par lateral de setas muy cortas en la zona media y dos pares de setas (el par lateral mucho más largo) en la región posterior, con alta variabilidad. **TÓRAX** (Fig. 78 A y B): Pronoto subtrapezoidal-subcuadrado, ligeramente más largo (0,32-0,36 mm) que ancho (0,30-0,31 mm) estrechado en la parte posterior. Margen anterior recto o levemente arqueado hacia dentro, fuertemente crenulado, sin hiato medial. Margen posterior levemente curvado. Márgenes laterales con tres o cuatro dentículos posteriores, romos e irregulares. Superficie cubierta por microrreticulación subhexagonal. Disco aplanado, con una línea media y un par de surcos laterales longitudinales leves. *Quetotaxia*: un par de setas largas en el primer tercio de los márgenes laterales, un par de setas largas en los ángulos posteriores, una hilera de cinco o seis pares de setas [I-(I)-I-I-I-I/I-I-I-I-(I)-I] paralelas al margen anterior, tres, a veces cuatro, pares de setas paralelas al margen posterior [(s)-s-I-s-I-s-(s)], una hilera de setas pequeñas y finas regularmente distribuidas en los márgenes anterior (lanceoladas) y posterior (filiformes), una hilera de setas cortas en los márgenes laterales y aproximadamente cuatro pares de hileras longitudinales irregulares de pubescencia corta en el disco. Sutura del proepisterno visible. Apófisis prosternal redondeada. Margen anterior del prosterno con una hilera de setas largas y finas y entre seis y ocho pares de setas cortas paralelas a ella. Prosterno cubierto de pubescencia dispersa, ausente en los proepisternos. Mesoepisternos apenas hundidos, sin fosetas. Metaepisternos con un par de fosetas laterales leves en ambos sexos. **ÉLITROS** (Fig. 78 A): aproximadamente dos veces más largos (0,62-0,68 mm) que anchos (0,30-0,31 mm), subparalelos. Márgenes laterales con 19-20 dentículos, bien definidos en toda la longitud, pero más leves en la zona media. Margen apical suavemente redondeado, con un par de dentículos asociado a la 7ª estría y un par de ángulos muy marcados junto a la sutura, sin formar verdaderos dentículos. Ángulo humeral suavemente marcado. Disco aplanado, con carenas longitudinales laterales asociadas a la 7ª estría, formando unos surcos apreciables en el margen apical. Superficie con microrreticulación subhexagonal irregular. Poros elitrales bien definidos, en región escutelar, 7ª estría y parte de la zona discal. Órgano transversal escutelar con margen irregular, casi festoneado. Un par de “ojales” en forma de ranura junto a la base de los élitros. *Quetotaxia*: serie umbilicada con un grupo anterior de cuatro setas y un grupo posterior de dos (4+2). Par de setas escutelares indistinguible de la pubescencia circundante. Sin setas discales aparentes. Aproximadamente cinco pares de hileras longitudinales de pubescencia discal medio-larga. Par apical y dos pares de subapicales cortas, apenas distinguibles de la pubescencia circundante. Márgenes laterales orlados con una seta corta en cada dentículo. **PATAS** (Fig. 78 B): con dimorfismo sexual. Profémur y protibia sin caracteres especiales. Solapa metacoxal suavemente redondeada. Mesotrocánteres de los machos con una proyección espiniforme, ausente en las hembras. Mesofémures con margen interno anguloso en los machos, sin caracteres especiales en las hembras. Mesotibias con dos o tres proyecciones dentiformes en la zona distal interna de los machos, muy leves en las hembras. Metatrocánteres de los machos suavemente curvados, con una proyección dentiforme en el ángulo interno; en las hembras son redondeados, sin caracteres especiales. Metafémures con el margen interno de los machos muy anguloso, a veces con una proyección dentiforme, mucho más leve (anguloso) en hembras. Metatibias muy dilatadas distalmente, con dos o tres proyecciones dentiformes en

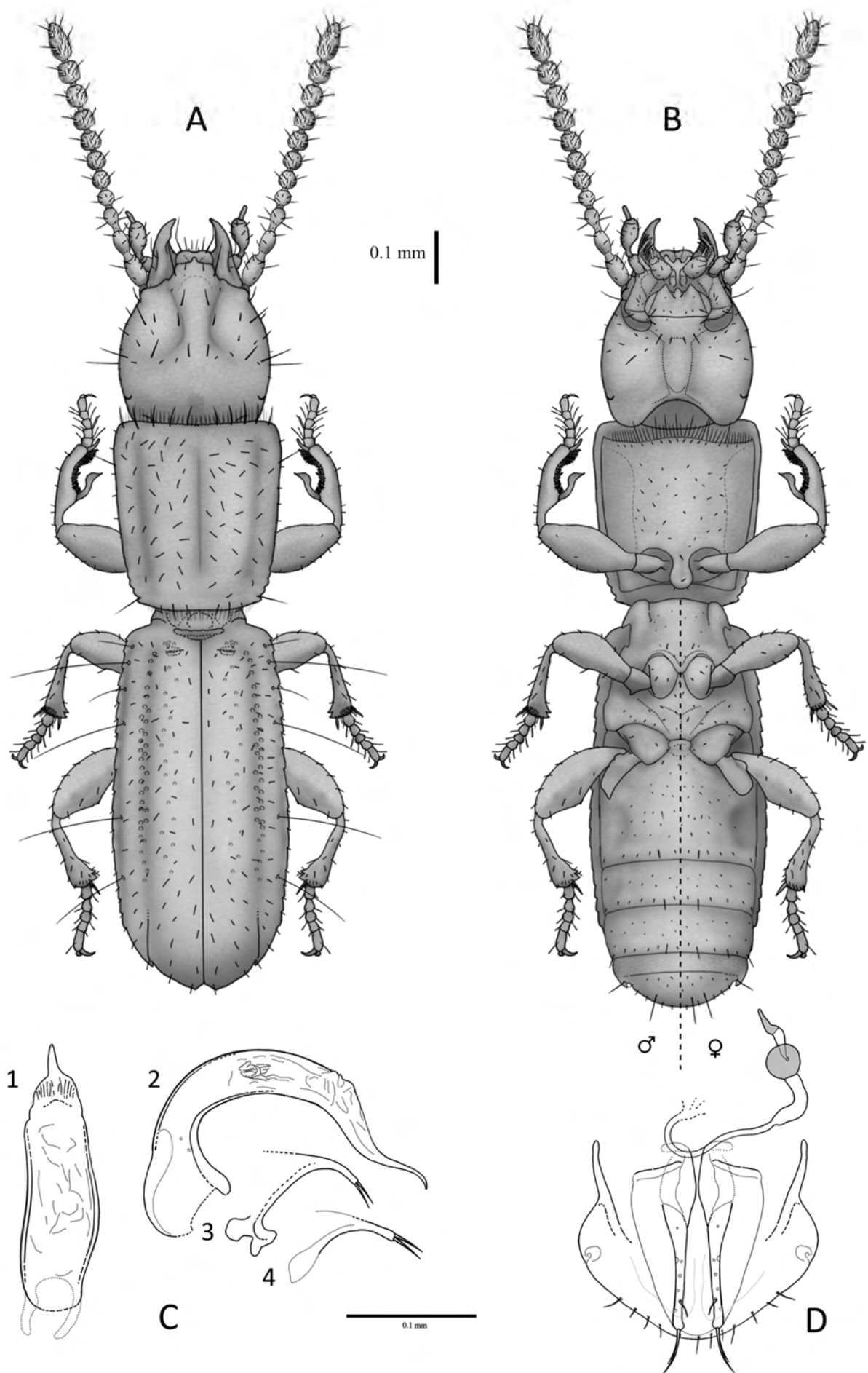


Fig. 78. *Typhlocharis hiekei* Zaballos & Farinós, 1995. A.- *Habitus* dorsal. B.- *Habitus* ventral. Escala: 0.1 mm. C.- Genitalia masculina: 1) edeago en vista dorsal, 2) edeago en vista lateral, 3) parámero derecho, 4) parámero izquierdo. D.- Genitalia femenina. Escala: 0.1 mm.

la zona distal interna en machos, apenas insinuados en las hembras. Ambos sexos presentan una seta perpendicular corta en el margen interno. Lado interno de los fémures liso. Tarsos claramente pentámeros en todas las patas. Uñas curvadas, simples. **ABDOMEN** (Fig. 78 B): cubierto por microrreticulación irregular. Espacio intermetacoxal ensanchado. Un par de fosetas ventrales poco marcadas en el primer ventrito de las hembras; muy leves o ausentes en los machos. Último ventrito con un “cinturón” de microescultura escamosa y fina (cada escama con el borde fina e irregularmente serrado en ambos sexos), margen posterior con un par de muescas laterales y seis u ocho pares de setas, con un marcado dimorfismo sexual: **l-(s)-s-s-l-s-s-l-s-l-s-s-(s)-l**. **GENITALIA MASCULINA** (Fig. 78 C 1-4): Edeago con lóbulo medio recurvado (longitud: 0,22 mm), más o menos recto en vista dorsal. Ápice ancho, romo y espatulado, con una proyección media muy fina, curvada dorsoventralmente. Endofalo con escleritos cortos e irregulares. Parámetros subtriangulares, con dos setas apicales de tamaño medio. Esclerito anular (IX esterno abdominal) arqueado, ancho y redondeado, con el margen apical no proyectado (modelo 18, Fig. 55). **GENITALIA FEMENINA** (Fig. 78 D): acorde al modelo general descrito por VIGNA-TAGLIANTI (1972). Gonocoxitos tubulares, con seta apical doble. Seta lateral en la parte distal del gonocoxito, además de varios poros. Gonosubcoxitos en forma de lágrima con una proyección distal acodada. Conducto espermatecal largo o muy largo, con dos regiones: una proximal, fina (0,004 mm de diámetro) y una distal, gruesa (0,009 mm de diámetro). Espermateca esferoidal (longitud 0,025 mm), grande y turgente. Glándula espermatecal cónica (longitud: 0,02 mm), distalmente esclerotizada. Armadura genital (segmento abdominal/terguito VIII) con margen suavemente subtriangular, cubierto por una hilera de setas finas; proyecciones laterales de tamaño medio, finas.

***Typhlocharis carmenae* Zaballos & Ruíz-Tapiador, 1995**

Typhlocharis carmenae Zaballos & Ruíz-Tapiador: Zaballos & Ruíz-Tapiador, 1995: 218-220.

Typhlocharis carmenae Zaballos & Ruíz-Tapiador: Zaballos & Ruíz-Tapiador, 1997: 105.

Typhlocharis carmenae Zaballos & Ruíz-Tapiador: Zaballos, 2003: 241.

Typhlocharis carmenae Zaballos & Ruíz-Tapiador: Lorenz, 2005: 202.

Locus Typicus: Navalucillos, Toledo, España

Material estudiado:

HOLOTIPO: 1♂, Navalucillos, Toledo, ESPAÑA, 25-03-1992, I. Ruíz-Tapiador leg. (Coll. J.P. Zaballos, UCM).

PARATIPOS: 1♂♂, 2♀♀, mismos datos que el holotipo; 3♂♂, 2♀♀, misma localidad, 22-11-1994, J.P. Zaballos & I. Ruíz-Tapiador leg. (Coll. J.P. Zaballos, UCM).

Diagnosis:

Coleóptero endógeo de pequeño tamaño, anoftalmo, con cuerpo estrecho y subrectangular cubierto de tegumento microrreticulado y pubescencia dispersa. Vértex sin *pars stridens*. Mandíbulas robustas. Clípeo subtriangular. Machos con cápsula cefálica más grande que en las hembras. Gula estrecha. Élitros con dentículos de los márgenes fuertes, “dentados”. Margen apical con dos pares de dentículos, asociados a la 7ª estría y a la sutura. Hembras con un par de fosetas dorsales. Serie umbilicada con siete setas (4+3). Metatrocánteres con dimorfismo sexual acusado, angulosos en machos y muy alargados en hembras. Machos con pelo metatibial y “espolón”. Un par de fosetas ventrales profundas, dobles, en hembras. Edeago falciforme, fuertemente curvado, con ápice subtriangular y estrecho. Escleritos del endofalo en forma de “sillín de bicicleta”. Genitalia femenina con gonocoxitos tubulares, con seta lateral; conducto espermatecal muy largo y espermateca subcilíndrica (Fig. 79).

Descripción:

Longitud 1,44-1,58 mm (machos), 1,27-1,46 mm (hembras). Insecto anoftalmo, despigmentado, de color amarillo pálido a marrón. Tegumento pubescente y

microrreticulado (Fig. 79). **CABEZA** (Fig. 79 A y B): más ancha (0,30-0,38 mm) que larga (0,23-0,36 mm), con superficie microrreticulada (patrón subhexagonal). Dimorfismo sexual en las proporciones de la cápsula cefálica: más grande en machos, “normal” en hembras. Sin órgano estridulador (*pars stridens*). Depresión semilunar posterolateral en ambos lados de la cápsula cefálica. Labro subrectangular, con una zona triangular central más esclerotizada. Margen anterior del clípeo con un reborde expandido en una pequeña proyección subtriangular roma, más leve en hembras. Antenas moniliformes, con 11 antenómeros muy subcuadrados (**morfo 1**), el último piriforme. Pedúnculo del tercer antenómero no alargado. *Sensilla coeloconica* (**sc**) en el último antenómero distribuidas en un patrón de una **sc** anterodorsal y una posterodorsal. Una **sc** ventral en los antenómeros 5º y 6º. Mandíbulas robustas, con unos abultamientos cuticulares en la zona dorsal. Mandíbula derecha con un diente terebral y reborde muy marcado; mandíbula izquierda sin dientes, con un borde suave. No presentan dimorfismo sexual significativo, si bien los rasgos de las hembras están más suavizados. Labio sin características especiales, con un diente medio romo. Lígula con lóbulo medio triangular y paraglosas de longitud media. Gula de tipo estrecho, aproximadamente cuatro veces más larga que ancha. *Quetotaxia cefálica*: cinco o seis pares de setas labrales ((**s**)**s-l-m-s-m/m-s-m-l-s**(**s**)), dos o tres pares de setas clipeales (**l**(**s**)-**s/s**(**s**)-**l**), un par frontales, dos pares supraoculares (anterior y posterior), un par supraantennales, dos pares de setas occipitales y un par de setas genales, además de pubescencia dispersa por toda la cápsula cefálica a excepción del cuello. Labio con un par de setas cerca de la base del diente medio, un par de setas largas cerca de la base de los epilobios, un par de setas muy cortas cerca del ápice de los epilobios y dos pares de setas muy cortas cerca de la sutura posterior. Prebasilar con dos pares de setas cerca del margen anterior (el par lateral mucho más largo), un par lateral de setas muy cortas en la zona media y dos pares de setas (el par lateral mucho más largo) en la región posterior, con una distribución variable entre individuos. **TÓRAX** (Fig. 79 A y B): Pronoto subtrapezoidal, más largo (0,34-0,43 mm) que ancho (0,35-0,40 mm) estrechado en la parte posterior. Margen anterior recto, con crenulación bien definida, sin hiato medial. Margen posterior entre recto y levemente curvado. Márgenes laterales con cuatro o cinco denticulos posteriores, muy patentes. Superficie cubierta por microrreticulación subhexagonal. Disco aplanado, con una línea media y un par de surcos laterales longitudinales leves. *Quetotaxia*: un par de setas largas en el primer tercio de los márgenes laterales, un par de setas largas en los ángulos posteriores, una hilera de aproximadamente seis pares de setas [**l-l-l-l-l-l/l-l-l-l-l-l**] paralelas al margen anterior, tres pares de setas paralelas al margen posterior [**s-l-l-l-l-s**], una hilera de setas pequeñas y finas regularmente distribuidas en los márgenes anterior y posterior, una hilera de setas cortas en los márgenes laterales y cuatro o cinco pares de hileras longitudinales irregulares de pubescencia corta en el disco. Sutura del proepisterno visible. Apófisis prosternal redondeada. Margen anterior del prosterno con una hilera de setas largas y finas y entre seis y ocho pares de setas cortas paralelas a ella. Prosterno cubierto de pubescencia dispersa, ausente en los proepisternos. Mesoepisternos con un par de fosetas laterales, suaves en ambos sexos, algo más marcadas en hembras. Metaepisternos con un par de fosetas laterales suaves en ambos sexos. **ÉLITROS** (Fig. 79 A): aproximadamente dos veces más largos (0,70-0,82 mm) que anchos (0,35-0,40 mm), subparalelos. Márgenes laterales con 19-22 denticulos dentados, fuertemente marcados, claramente definidos en toda la longitud del margen, aunque son algo más leves en la zona media. Margen apical suavemente redondeado, con dos pares de denticulos: un par asociado a la 7ª estría y un par sutural, de desarrollo variable entre individuos, apuntado. Ángulo humeral suavemente marcado. Disco aplanado, con carenas longitudinales laterales asociadas a la 7ª estría, formando unos surcos apreciables en el margen apical. Superficie con microrreticulación subhexagonal irregular. Poros elitrales

grandes, muy definidos en región escutelar, algo más leves en la sutura media, disco y 7ª estría. Órgano transversal escutelar con margen recto. Un par de “ojales” muy pequeños y atrofiados junto a la base de los élitros. En las hembras aparece un par de fosetas dorsales a la altura de la quinta seta umbilicada, ausente en los machos. *Quetotaxia*: serie umbilicada con un grupo anterior de cuatro setas y un grupo posterior de tres setas (4+3). Un par de setas escutelares y un par de setas destacadas paralelas a ellas. Sin setas discales verdaderas, pero con varias “pseudodiscales” (setas de la pubescencia destacadas del resto). Cinco o seis pares de hileras longitudinales de pubescencia discal larga e irregular, la tercera hilera presenta setas de distinta longitud. Un par de setas apical y dos pares de subapicales, de longitud media-larga. Márgenes laterales orlados con una seta corta en cada dentículo. **PATAS** (Fig. 79 B): con dimorfismo sexual. Profémur, protibia, mesofémur y mesotibia sin caracteres especiales. Solapa metacoxal suavemente redondeada. Metatrocánteres de los machos angulosos, con una pequeña proyección dentiforme en el ángulo interno. Hembras con metatrocánteres muy alargados, también con una pequeña proyección dentiforme en el ángulo interno. Metafémures con el margen interno fuertemente anguloso. Metatibias con la región distal apenas dilatada. Los machos presentan un pelo metatibial medio-largo acompañado de una seta corta y muy robusta (“espolón”) en el margen interno. Lado interno de los fémures liso. Tarsos claramente pentámeros en todas las patas. Uñas curvadas, simples. **ABDOMEN** (Fig. 79 B): cubierto por microrreticulación irregular. Espacio intermetacoxal estrecho. Un par de fosetas ventrales dobles y muy profundas en el primer ventrito de las hembras, se insinúan fosetas leves también en segundo y tercer ventrito. Fosetas ausentes en los machos. Último ventrito con un “cinturón” de microescultura escamosa y fina (cada escama con el borde fino e irregularmente serrado en ambos sexos), margen posterior con un par de muescas laterales y seis u ocho pares de setas, con un marcado dimorfismo sexual: **l-(s)-s-s-l-s-s/s-l-s-l-s-s-(s)-l**. **GENITALIA MASCULINA** (Fig. X C 1-4): Edeago con lóbulo medio falciforme (longitud: 0,21 mm), robusto, lámina media curvada; más o menos recto en vista dorsal. Ápice subtriangular, estrecho y romo. Endofalo con escleritos cortos y robustos, curvados, en forma de “sillín de bicicleta”, con una proyección anterior suavemente curvada. Parámeros subtriangulares, con dos setas apicales medio-largas. Esclerito anular (IX esterno abdominal) subtriangular-arqueado con margen apical suavemente proyectado y romo, ligeramenre ladeado (modelo 16, Fig. 55). **GENITALIA FEMENINA** (Fig. 79 D): según el modelo general descrito por VIGNA-TAGLIANTI (1972). Gonocoxitos tubulares, con seta apical doble. Seta lateral en la parte media del gonocoxito, además de varios poros. Gonosubcoxitos estrechos y apuntados. Conducto espermatecal muy largo, con un tramo proximal fino (0,003 mm de diámetro) y uno distal, grueso (0,010 mm de diámetro), sin una diferenciación abrupta entre ambos. Espermateca subcilíndrica-irregular, corta (longitud 0,016 mm). Glándula espermatecal tubular-cónica (longitud: 0,025 mm), distalmente esclerotizada. Armadura genital (segmento abdominal/terguito VIII) con margen liso, suavemente subtriangular, cubierto por una hilera de setas finas; proyecciones laterales de tamaño medio-corto, finas y muy abiertas (formando una amplia “V”).

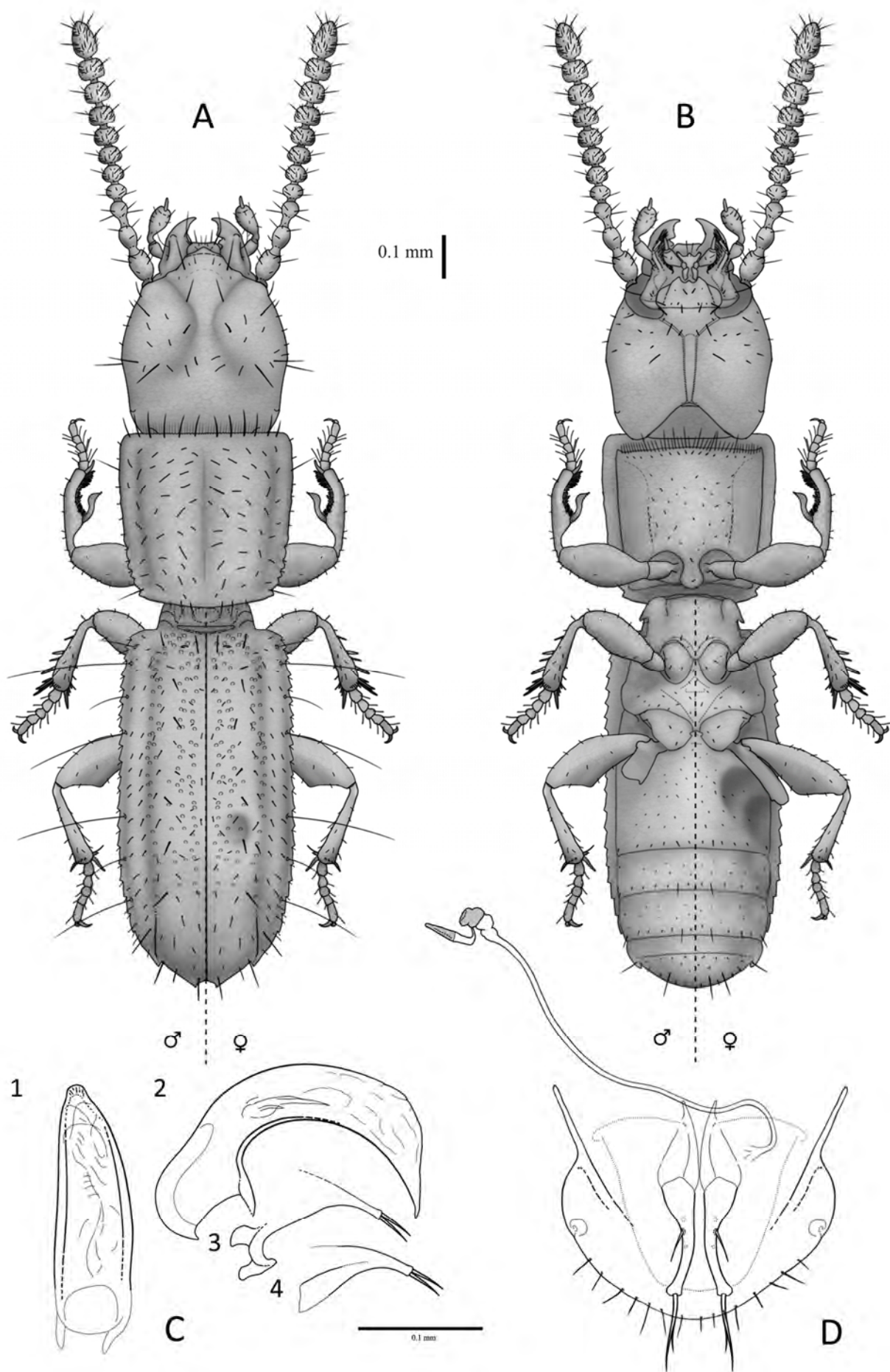


Fig. 79. *Typhlocharis carmenae* Zaballos & Ruiz-Tapiador, 1995. A.- *Habitus* dorsal. B.- *Habitus* ventral. Escala: 0.1 mm. C.- Genitalia masculina: 1) edeago en vista dorsal, 2) edeago en vista lateral, 3) parámetro derecho, 4) parámetro izquierdo. D.- Genitalia femenina. Escala: 0.1 mm.

***Typhlocharis farinosae* Zaballos & Ruíz-Tapiador, 1997**

Typhlocharis farinosae Zaballos & Ruíz-Tapiador: Zaballos & Ruíz-Tapiador, 1997: 96-98, 105.

Typhlocharis farinosae Zaballos & Ruíz-Tapiador: Zaballos, 2003: 241.

Typhlocharis farinosae Zaballos & Ruíz-Tapiador: Lorenz, 2005: 202.

Locus Typicus: Navalucillos, Toledo, España

Material estudiado:

HOLOTIPO: 1♂, Los Navalucillos (SO), Toledo, ESPAÑA, 23-01-1997, J.P. Zaballos & I. Ruíz-Tapiador leg. (Coll. J.P. Zaballos, UCM). **PARATIPOS:** 4♂♂, 4♀♀, mismos datos que el holotipo (Coll. J.P. Zaballos, UCM).

Diagnosis:

Coleóptero endógeo de pequeño tamaño, anoftalmo, con cuerpo estrecho y subrectangular cubierto de tegumento microrreticulado y pubescencia dispersa. Vértex sin *pars stridens*. Mandíbulas robustas y angulosas, “en tenaza”. Clípeo suavemente curvado, labro muy escotado. Machos con cápsula cefálica más grande que en las hembras. Gula estrecha. Élitros con denticulos de los márgenes fuertes, serrados. Margen apical con dos pares de denticulos, asociados a la 7ª estría y a la sutura. Poros grandes, muy definidos. Serie umbilicada con siete setas (4+3). Metatrocánteres con dimorfismo sexual acusado, mucho más angulosos en machos. Machos con pelo metatibial y “espolón”. Un par de fosetas ventrales profundas, dobles, en hembras. Edeago falciforme, curvado, con ápice subtriangular y estrecho. Escleritos del endofalo en forma de “sillín de bicicleta”. Genitalia femenina con gonocoxitos tubulares, con seta lateral; conducto espermatecal muy largo y espermateca subcilíndrica-reniforme (Fig. 80).

Descripción:

Longitud 1,82-1,84 mm (machos), 1,63-1,80 mm (hembras). Insecto anoftalmo, despigmentado, de color amarillo pálido a marrón. Tegumento pubescente y microrreticulado (Fig. 80). **CABEZA** (Fig. 80 A y B): más ancha (0,35-0,43 mm) que larga (0,31-0,41 mm), con superficie microrreticulada (patrón subhexagonal). Dimorfismo sexual en las proporciones de la cápsula cefálica: más grande en machos, “normal” en hembras. Sin órgano estridulador (*pars stridens*). Depresión semilunar posterolateral en ambos lados de la cápsula cefálica. Labro fuertemente escotado, con una zona triangular central más esclerotizada. Margen anterior del clípeo con un reborde formando una proyección levemente curvada, más suave en las hembras. Antenas moniliformes, con 11 antenómeros reniformes (**morfo 2**), el último piriforme. Pedúnculo del tercer antenómero no alargado. Patrón de *sensilla coeloconica* (**sc**) del último antenómero compuesto por una **sc** anterodorsal y una posterodorsal. Una **sc** ventral en los antenómeros 5º y 6º. Mandíbulas robustas, “en tenaza”, con abultamientos cuticulares en la zona dorsal y en el ángulo externo. Mandíbula derecha con un diente terebral (a veces bífido) y reborde marcado; mandíbula izquierda sin dientes. No presentan dimorfismo sexual significativo. Labio sin características especiales, con un diente medio romo. Lígula con lóbulo medio triangular, paraglosas largas. Gula de tipo estrecho, aproximadamente cuatro veces más larga que ancha. *Quetotaxia cefálica*: seis pares de setas labrales (**s-s-l-m-s-m/m-s-m-l-s-s**), dos pares de setas clipeales (**l-s/s-l**), un par frontales, dos pares supraoculares (anterior y posterior), un par supraantennales, dos pares de setas occipitales y un par de setas genales, además de pubescencia dispersa por toda la cápsula cefálica a excepción del cuello. Labio con un par de setas cerca de la base del diente medio, un par de setas largas cerca de la base de los epilobios, un par de setas muy cortas cerca del ápice de los epilobios y uno o dos pares de setas muy cortas cerca de la sutura posterior. Prebasilar con dos pares de setas cerca del margen anterior (el par lateral mucho más largo), un par lateral de setas muy cortas en la zona media y dos pares de setas (el par lateral mucho más largo) en la región posterior, con una distribución irregular en distintos individuos. **TÓRAX** (Fig. 80 A y B): Pronoto subtrapezoidal, más largo (0,45-0,50 mm) que ancho (0,40-0,47 mm) estrechado en la parte posterior. Margen anterior recto o levemente recurvado, levemente crenulado, sin hiato medial. Margen posterior levemente curvado. Márgenes laterales con tres denticulos posteriores, bajos, romos e irregulares. Superficie cubierta por

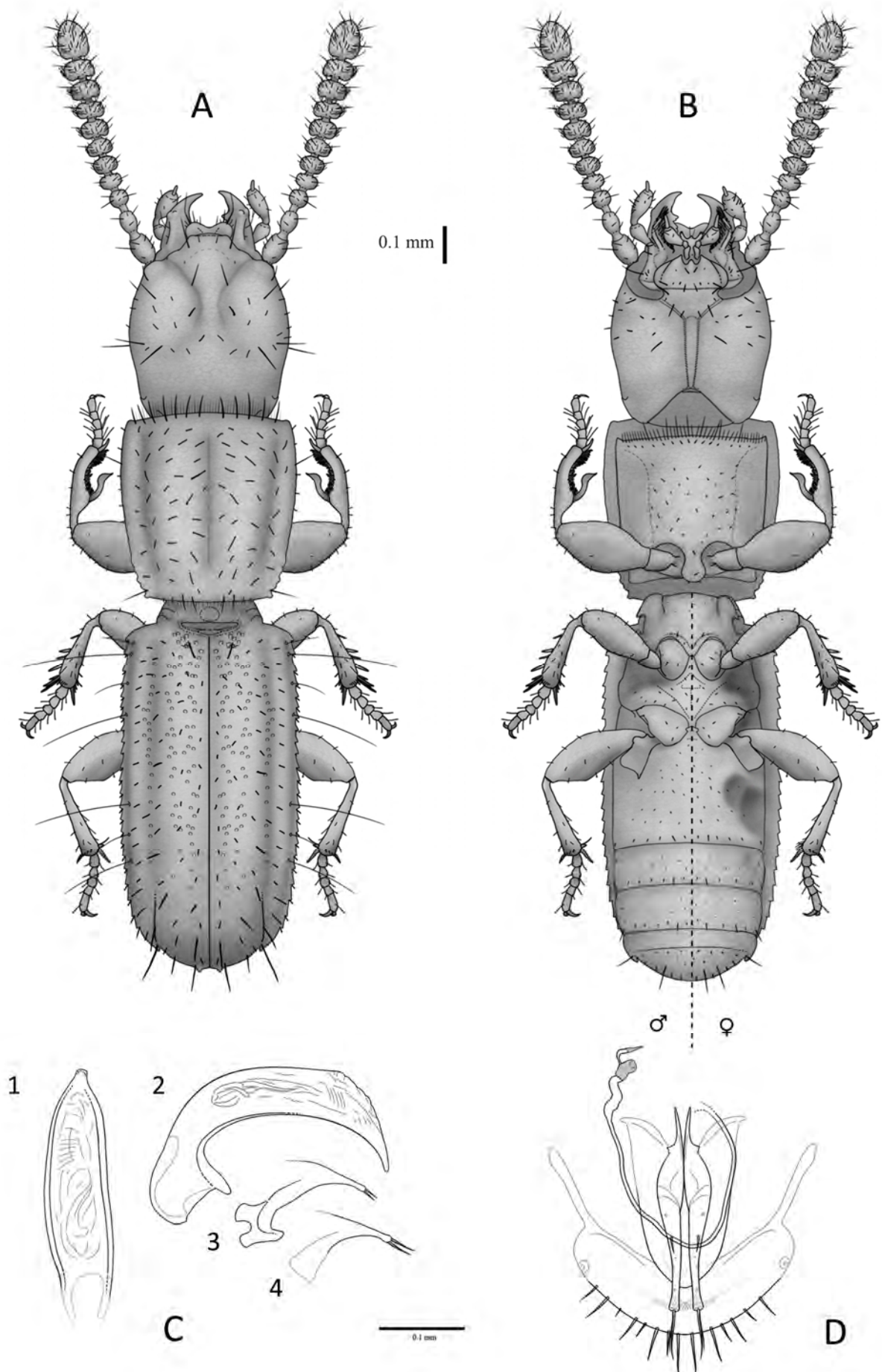


Fig. 80. *Typhlocharis farinosae* Zaballos & Ruiz-Tapiador, 1997. A.- *Habitus* dorsal. B.- *Habitus* ventral. Escala: 0.1 mm. C.- Genitalia masculina: 1) edeago en vista dorsal, 2) edeago en vista lateral, 3) parámero derecho, 4) parámero izquierdo. D.- Genitalia femenina. Escala: 0.1 mm.

microrreticulación subhexagonal. Disco aplanado, con una línea media y un par de surcos laterales longitudinales leves. *Quetotaxia*: un par de setas largas en el primer tercio de los márgenes laterales, un par de setas largas en los ángulos posteriores, una hilera de cinco a siete pares de setas [1-(1)-(1)-1-1-1-1-1-1-(1)-(1)-1] paralelas al margen anterior, tres o cuatro pares de setas paralelas al margen posterior [(s)-m-1-1-1-m-(s)], una hilera de setas pequeñas y finas regularmente distribuidas en los márgenes anterior (con aproximadamente cuatro pares más largos que el resto) y posterior, una hilera de setas cortas en los márgenes laterales y cuatro o cinco pares de hileras longitudinales irregulares de pubescencia corta en el disco. Sutura del proepisterno visible. Apófisis prosternal redondeada. Margen anterior del prosterno con una hilera de setas largas y finas y entre seis y ocho pares de setas cortas paralelas a ella. Prosterno cubierto de pubescencia dispersa, ausente en los proepisternos. Mesoepisternos con un par de fosetas laterales, profundas y nítidas en hembras; bien marcadas pero suaves en machos. Metaepisternos con un par de fosetas laterales profundas en hembras, leves en machos. **ÉLITROS** (Fig. 80 A): aproximadamente dos veces más largos (0,87-0,98 mm) que anchos (0,41-0,47 mm), subparalelos. Márgenes laterales con 23-24 dentículos, de aspecto serrado, fuertemente marcados y bien definidos en toda la longitud del margen. Margen apical suavemente redondeado, con dos pares de dentículos: un par asociado a la 7ª estría y un par sutural, bien marcado. Ángulo humeral suavemente marcado. Disco aplanado, con carenas longitudinales laterales asociadas a la 7ª estría, formando unos surcos apreciables en el margen apical. Superficie con microrreticulación subhexagonal irregular. Poros elitrales grandes, muy definidos, en región escutelar, sutura media, disco y 7ª estría. Órgano transversal escutelar con margen recto. Un par de “ojales” pequeños y atrofiados junto a la base de los élitros. *Quetotaxia*: serie umbilicada con un grupo anterior de cuatro setas y un grupo posterior de tres setas (4+3). Un par de setas escutelares. Sin setas discales verdaderas, pero con varias “pseudodiscales” (setas destacadas del resto de la pubescencia). Cinco o seis pares de hileras longitudinales de pubescencia discal larga e irregular, la tercera hilera presenta setas de distinta longitud. Un par de setas apical y dos pares de subapicales, largas. Márgenes laterales orlados con una seta corta en cada dentículo. **PATAS** (Fig. 80 B): con dimorfismo sexual. Profémur, protibia, mesofémur y mesotibia sin caracteres especiales. Solapa metacoxal suavemente redondeada. Metatrocánteros muy angulosos, con una proyección dentiforme grande y muy marcada en el ángulo interno en los machos; las hembras presentan los mismos rasgos, pero muy suavizados. Metafémures levemente angulosos. Metatibias con la región distal apenas dilatada. Los machos presentan un pelo metatibial corto acompañada de una seta corta y muy robusta (“espolón”) en el margen interno. Este pelo aparece también en hembras, pero muy corto. Lado interno de los fémures liso. Tarsos claramente pentámeros en todas las patas. Uñas curvadas, simples. **ABDOMEN** (Fig. 80 B): cubierto por microrreticulación irregular. Espacio intermetacoxal no ensanchado. Un par de fosetas ventrales dobles y muy profundas en el primer ventrito de las hembras, un par muy leve también en el segundo ventrito. Machos sin fosetas. Último ventrito con un “cinturón” de microescultura escamosa y fina (cada escama con el borde fina e irregularmente serrado en ambos sexos), margen posterior con un par de muescas laterales y seis u ocho pares de setas, con un marcado dimorfismo sexual: 1-(s)-s-s-1-s-s/s-1-s-1-s-s-(s)-1. **GENITALIA MASCULINA** (Fig. 80 C 1-4): Edeago con lóbulo medio falciforme (longitud: 0,27 mm), robusto, lámina media curvada; más o menos recto en vista dorsal. Ápice subtriangular, estrecho y romo. Endofalo con escleritos cortos y robustos, curvados, en forma de “sillín de bicicleta”, con una proyección anterior suavemente curvada. Parámetros subtriangulares, con dos setas apicales cortas. Esclerito anular (IX esterno abdominal) arqueado con margen apical apenas proyectado, muy bajo, ancho y romo (modelo 19, Fig. 55). **GENITALIA FEMENINA** (Fig. 80 D): acorde al modelo general descrito

por VIGNA-TAGLIANTI (1972). Gonocoxitos tubulares, con seta apical doble. Seta lateral en la parte media del gonocoxito, además de varios poros. Gonosubcoxitos estrechos y apuntados. Conducto espermatecal muy largo, con un tramo proximal fino (0,004 mm de diámetro) y uno distal, grueso (0,010 mm de diámetro), sin una diferenciación abrupta entre ambos. Espermateca subcilíndrica-reniforme (longitud 0,025 mm). Glándula espermatecal tubular-cónica (longitud: 0,019 mm), distalmente esclerotizada. Armadura genital (segmento abdominal/terguito VIII) con margen liso y redondeado o levemente subtriangular, cubierto por una hilera de setas finas; proyecciones laterales de tamaño medio, finas.

***Typhlocharis atienzai* Zaballos & Ruíz-Tapiador, 1997**

Typhlocharis atienzai Zaballos & Ruíz-Tapiador: Zaballos & Ruíz-Tapiador, 1997: 98-100, 106.

Typhlocharis atienzai Zaballos & Ruíz-Tapiador: Zaballos, 2003: 241.

Typhlocharis atienzai Zaballos & Ruíz-Tapiador: Lorenz, 2005: 202.

Locus Typicus: Navalucillos, Toledo, España

Material estudiado:

HOLOTIPO: 1♂, Los Navalucillos (SO), Toledo, ESPAÑA, 23-01-1997, J.P. Zaballos & I. Ruíz-Tapiador leg. (Coll. J.P. Zaballos, UCM). **PARATIPOS:** 3♂♂, 4♀♀, mismos datos que el holotipo, 2 ♂♂, misma localidad, 22-11-1994, J.P. Zaballos & I. Ruíz-Tapiador leg. (Coll. J.P. Zaballos, UCM).

Diagnosis:

Coleóptero endógeo de pequeño tamaño, anoftalmo, con cuerpo estrecho y subrectangular cubierto de tegumento microrreticulado y pubescencia dispersa. Vértex sin *pars stridens*. Mandíbulas robustas, más desarrolladas en machos. Clípeo con una suave escotadura en “v” abierta, labro escotado. Gula estrecha. Élitros con un par de denticulos en el margen apical, asociados a la 7ª estría. Poros grandes, muy definidos. Serie umbilicada con seis setas (4+2). Metatrocánteros con dimorfismo sexual, más angulosos en machos. Machos con pelo metatibial perpendicular y “espolón”. Un par de fosetas ventrales profundas, dobles, en hembras. Edeago falciforme, alargado, con ápice sinuoso. Escleritos del endofalo en forma de “sillín de bicicleta”, con una proyección anterior larga y destacada. Genitalia femenina con gonocoxitos tubulares, con seta lateral; conducto espermatecal medio-corto y espermateca subcilíndrica-reniforme (Fig. 81).

Descripción:

Longitud 1,38-1,48 mm (machos), 1,33-1,34 mm (hembras). Insecto anoftalmo, despigmentado, de color amarillo pálido a marrón. Tegumento pubescente y microrreticulado (Fig. 81). **CABEZA** (Fig. 81 A y B): más ancha (0,30-0,35 mm) que larga (0,26-0,33 mm), con superficie microrreticulada (patrón subhexagonal). Sin órgano estridulador (*pars stridens*). Depresión semilunar posterolateral en ambos lados de la cápsula cefálica. Labro escotado, con una zona triangular central más esclerotizada. Margen anterior del clípeo con un reborde bajo, suavemente escotado, en “v” muy abierta; más suave en hembras. Antenas moniliformes, con 11 antenómeros reniformes (**morfo 2**), el último piriforme. Pedúnculo del tercer antenómero corto. *Sensilla coeloconica* (**sc**) en el último antenómero distribuidas en un patrón de una **sc** anterodorsal y una posterodorsal. Una **sc** ventral en los antenómeros 5º y 6º. Mandíbulas robustas; la derecha con un diente terebral y reborde suave; la izquierda sin dientes, con el borde proyectado en solapa. Presentan dimorfismo sexual, en las hembras los rasgos están más suavizados y suele faltar el diente terebral. Labio sin características especiales, con un diente medio romo. Lígula con lóbulo medio entre curvado y triangular, con un pequeño mamelón, y paraglosas largas. Gula de tipo estrecho, aproximadamente cuatro veces más larga que ancha. *Quetotaxia cefálica*: cinco o seis pares de setas labrales ((**s**)-**s-l-m-s-m/m-s-m-l-s(s)**), dos

pares de setas clipeales (**l-s/s-l**), un par frontales, dos pares supraoculares (anterior y posterior), un par supraantennales, dos pares de setas occipitales y un par de setas genales, además de pubescencia dispersa por toda la cápsula cefálica a excepción del cuello. Labio con un par de setas cerca de la base del diente medio, un par de setas largas cerca de la base de los epilobios, un par de setas muy cortas cerca del ápice de los epilobios y dos pares de setas muy cortas cerca de la sutura posterior. Prebasilar con dos pares de setas cerca del margen anterior (el par lateral mucho más largo), un par lateral de setas muy cortas en la zona media y dos pares de setas (el par lateral mucho más largo) en la región posterior, con una distribución irregular en distintos individuos. **TÓRAX** (Fig. 81 A y B): Pronoto subtrapezoidal, más largo (0,37-0,40 mm) que ancho (0,33-0,35 mm) estrechado en la parte posterior. Margen anterior recto, levemente crenulado, sin hiato medial. Margen posterior levemente curvado. Márgenes laterales con dos o tres dentículos posteriores muy leves, apenas esbozados. Superficie cubierta por microrreticulación subhexagonal. Disco aplanado, con una línea media y un par de surcos laterales longitudinales leves. *Quetotaxia*: un par de setas largas en el primer tercio de los márgenes laterales, un par de setas largas en los ángulos posteriores, una hilera de cinco o seis pares de setas [**l-(l)-l-l-l-l-l-l-(l)-l**] paralelas al margen anterior, tres pares de setas paralelas al margen posterior [**s-l-l-l-s**], una hilera de setas pequeñas y finas regularmente distribuidas en los márgenes anterior y posterior, una hilera de setas cortas en los márgenes laterales y cuatro o cinco pares de hileras longitudinales irregulares de pubescencia corta en el disco. Sutura del proepisterno visible. Apófisis prosternal redondeada. Margen anterior del prosterno con una hilera de setas largas y finas y entre seis y ocho pares de setas cortas paralelas a ella. Prosterno cubierto de pubescencia dispersa, ausente en los proepisternos. Mesoepisternos con un par de fosetas laterales, profundas y nítidas en hembras; bien marcadas pero suaves en machos. Metaepisternos con un par de fosetas laterales profundas en ambos sexos. **ÉLITROS** (Fig. 81 A): aproximadamente dos veces más largos (0,70-0,76 mm) que anchos (0,33-0,34 mm), subparalelos. Márgenes laterales con aproximadamente 20 dentículos bien definidos, progresivamente más leves hacia la zona posterior. Margen apical suavemente redondeado, con un par de pequeños dentículos asociados a la 7ª estría. Ángulo humeral suavemente marcado. Disco aplanado, con carenas longitudinales laterales asociadas a la 7ª estría, formando unos surcos apreciables en el margen apical. Superficie con microrreticulación subhexagonal irregular. Poros elitrales grandes y bien definidos, en región escutelar, sutura media, disco y 7ª estría. Órgano transversal escutelar con margen recto. Un par de “ojales” muy pequeños y atrofiados junto a la base de los élitros. *Quetotaxia*: serie umbilicada con un grupo anterior de cuatro setas y un grupo posterior de dos setas (**4+2**). Un par de setas escutelares y un par de setas destacadas paralelas a ellas. Sin setas discales verdaderas, pero con varias “pseudodiscals” (setas destacadas del resto de la pubescencia). Cinco o seis pares de hileras longitudinales de pubescencia discal larga e irregular, la tercera hilera con setas de distinta longitud. Un par de setas apicales y dos pares de subapicales, largas. Márgenes laterales orlados con una seta corta en cada dentículo. **PATAS** (Fig. 81 B): con dimorfismo sexual. Profémur, protibia, mesofémur y mesotibia sin caracteres especiales. Solapa metacoxal suavemente redondeada. Metatrocánteres angulosos, con una pequeña proyección dentiforme en el ángulo interno; en las hembras son más suaves, cuadrangulares. Metafémures con margen interno anguloso en hembras, sin caracteres especiales en machos. Metatibias con la región distal apenas dilatada. Los machos presentan un pelo metatibial largo acompañado de una seta corta y muy robusta (“espolón”) en el margen interno. Lado interno de los fémures liso. Tarsos claramente pentámeros en todas las patas. Uñas curvadas, simples. **ABDOMEN** (Fig. 81 B): cubierto por microrreticulación irregular. Espacio intermetacoxal no ensanchado. Un par de fosetas ventrales dobles y muy profundas en el primer ventrito de las hembras; muy

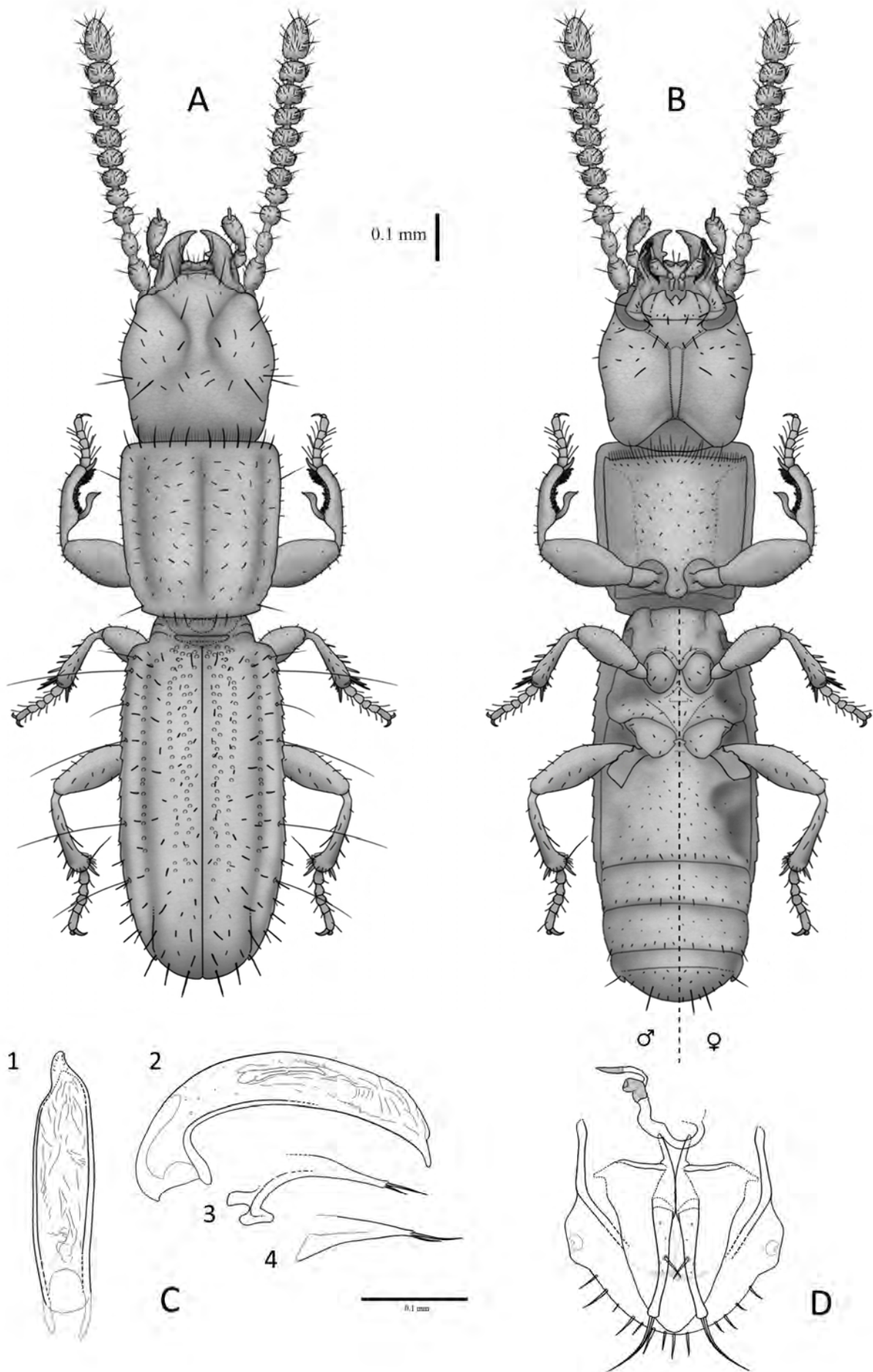


Fig. 81. *Typhlocharis atienzai* Zaballos & Ruiz-Tapiador, 1997. A.- *Habitus* dorsal. B.- *Habitus* ventral. Escala: 0.1 mm. C.- Genitalia masculina: 1) edeago en vista dorsal, 2) edeago en vista lateral, 3) parámetro derecho, 4) parámetro izquierdo. D.- Genitalia femenina. Escala: 0.1 mm.

leves en los machos. Último ventrito con un “cinturón” de microescultura escamosa y fina (cada escama con el borde fina e irregularmente serrado en ambos sexos), margen posterior con un par de muescas laterales y seis u ocho pares de setas, con un marcado dimorfismo sexual: **1-(s)-s-s-l-s-s/s-l-s-l-s-s-(s)-l**. **GENITALIA MASCULINA** (Fig. 81 C 1-4): Edeago con lóbulo medio falciforme y alargado (longitud: 0,27 mm), robusto, lámina media curvada; más o menos recto en vista dorsal. Ápice con una característica curvatura sinuosa, estrecho y romo. Endofalo con escleritos cortos y robustos, curvados, en forma de “sillín de bicicleta”, con una proyección anterior muy larga y destacada. Parámetros subtriangulares, con dos setas apicales, desiguales, una larga y otra corta. Esclerito anular (IX esterno abdominal) subtriangular-arqueado con margen apical suavemente proyectado y romo, ligeramente ladeado (modelo 15, Fig. 55). **GENITALIA FEMENINA** (Fig. 81 D): ajustada al modelo general descrito por VIGNA-TAGLIANTI (1972). Gonocoxitos tubulares, con seta apical doble. Seta lateral en la parte media del gonocoxito, además de varios poros. Gonosubcoxitos estrechos y apuntados. Conducto espermatecal medio-corto, con dos tramos, uno proximal, relativamente grueso (0,007 mm de diámetro) y uno distal, grueso (0,011 mm de diámetro). Espermateca subcilíndrica-reniforme (longitud 0,025 mm). Glándula espermatecal tubular-cónica (longitud: 0,025 mm), distalmente esclerotizada. Armadura genital (segmento abdominal/terguito VIII) con margen liso y suavemente subtriangular, cubierto por una hilera de setas finas; proyecciones laterales de tamaño medio.

***Typhlocharis estrellae* Zaballo & Ruíz-Tapiador, 1997**

Typhlocharis estrellae Zaballo & Ruíz-Tapiador: Zaballo & Ruíz-Tapiador, 1997: 100-102, 106.

Typhlocharis estrellae Zaballo & Ruíz-Tapiador: Zaballo, 2003: 241.

Typhlocharis estrellae Zaballo & Ruíz-Tapiador: Lorenz, 2005: 202.

Locus Typicus: Fuencaliente, Ciudad Real, España

Material estudiado:

HOLOTIPO: 1♂, Fuencaliente (E), Ciudad Real, ESPAÑA, 19-12-1996, J.P. Zaballo & I. Ruíz-Tapiador leg. (Coll. J.P. Zaballo, UCM). **PARATIPOS:** 3♂♂, 9♀♀, mismos datos que el holotipo (Coll. J.P. Zaballo, UCM).

Diagnosis:

Coleóptero endógeo de pequeño tamaño, anoftalmo, con cuerpo estrecho y subrectangular cubierto de tegumento microrreticulado y pubescencia dispersa. Vértex sin *pars stridens*. Machos con cápsula cefálica más grande que en las hembras. Mandíbulas muy robustas y angulosas, “en tenaza”, más desarrolladas en machos. Clípeo con una pequeña proyección subtriangular. Gula estrecha. Élitros con dos pares de denticulos en el margen apical, asociados a la 7ª estría y a la sutura. Poros grandes, muy definidos. Serie umbilicada con seis setas (4+2). Metatrocánteros con dimorfismo sexual, mucho más angulosos en machos. Machos con pelo metatibial y “espolón”. Hembras con un par de fosetas ventrales profundas. Edeago falciforme, curvado, con ápice subtriangular, romo. Escleritos del endofalo en forma de “sillín de bicicleta”, con una proyección anterior destacada. Genitalia femenina con gonocoxitos tubulares, con seta lateral; conducto espermatecal muy largo, espermateca subcilíndrica-reniforme (Fig. 82).

Descripción:

Longitud 1,35-1,58 mm (machos), 1,34-1,45 mm (hembras). Insecto anoftalmo, despigmentado, de color amarillo pálido a marrón. Tegumento pubescente y microrreticulado (Fig. 82). **CABEZA** (Fig. 82 A y B): algo más ancha (0,30-0,35 mm) que larga (0,28-0,35 mm), con superficie microrreticulada (patrón subhexagonal). Dimorfismo sexual en las proporciones de la cápsula cefálica: más grande en machos, “normal” en hembras. Sin órgano estridulador (*pars stridens*). Depresión semilunar posterolateral en

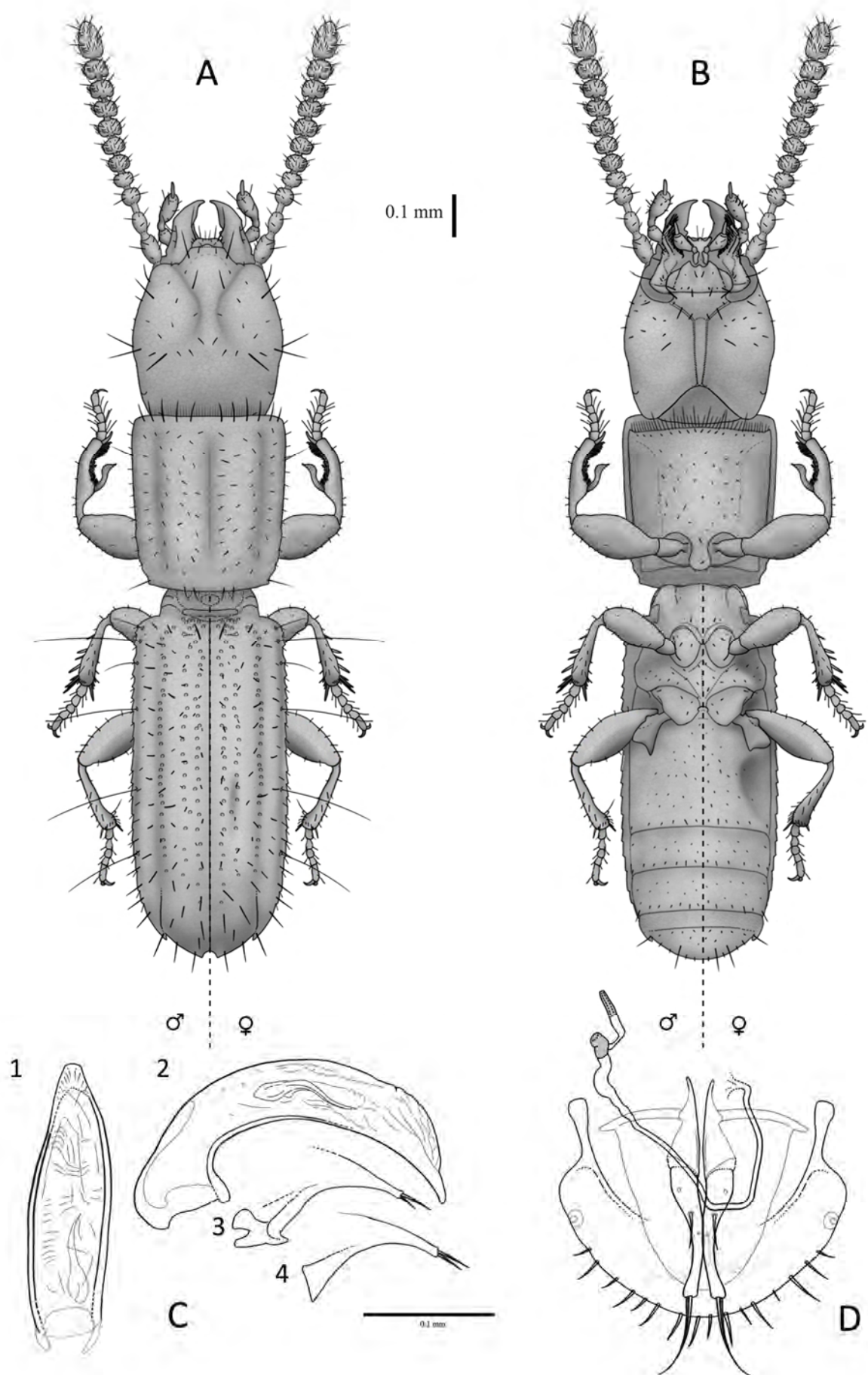


Fig. 82. *Typhlocharis estrellae* Zaballos & Ruiz-Tapiador, 1997. A.- *Habitus* dorsal. B.- *Habitus* ventral. Escala: 0.1 mm. C.- Genitalia masculina: 1) edeago en vista dorsal, 2) edeago en vista lateral, 3) parámetro derecho, 4) parámetro izquierdo. D.- Genitalia femenina. Escala: 0.1 mm.

ambos lados de la cápsula cefálica. Labro levemente escotado, con una zona triangular central más esclerotizada. Margen anterior del clípeo con un reborde expandido en una pequeña proyección triangular roma, más leve en hembras. Antenas moniliformes, con 11 antenómeros reniformes (**morfo 2**), el último piriforme. Pedúnculo del tercer antenómero alargado (aproximadamente 0,8 veces la longitud del cuerpo del antenómero). *Sensilla coeloconica* (**sc**) del último antenómero con un patrón de una **sc** anterodorsal y una posterodorsal. Una **sc** ventral en los antenómeros 5° y 6°. Mandíbulas con claro dimorfismo sexual, muy robustas y angulosas (“en forma de tenaza”) en los machos, gráciles y de aspecto normal en hembras. Con abultamientos cuticulares en la zona dorsal y en el ángulo externo de las mandíbulas. Mandíbula derecha con un diente terebral y un reborde muy marcado, en solapa. Mandíbula izquierda con un borde proyectado en solapa. Labio sin características especiales, con un diente medio romo. Lígula con lóbulo medio triangular, con un pequeño mamelón, y paraglosas largas. Gula de tipo estrecho, aproximadamente cuatro veces más larga que ancha. *Quetotaxia cefálica*: seis pares de setas labrales (**s-s-l-m-s-m/m-s-m-l-s-s**), dos pares de setas clipeales (**l-s/s-l**), un par frontales, dos pares supraoculares (anterior y posterior), un par supraantennales, dos pares de setas occipitales y un par de setas genales, además de pubescencia dispersa por toda la cápsula cefálica a excepción del cuello. Labio con un par de setas cerca de la base del diente medio, un par de setas largas cerca de la base de los epilobios, un par de setas muy cortas cerca del ápice de los epilobios y dos pares de setas muy cortas cerca de la sutura posterior. Prebasilar con dos pares de setas cerca del margen anterior (el par lateral mucho más largo), un par lateral de setas muy cortas en la zona media y dos pares de setas (el par lateral mucho más largo) en la región posterior, con una distribución irregular entre individuos. **TÓRAX** (Fig. 82 A y B): Pronoto subtrapezoidal-subrectangular, más largo (0,35-0,40 mm) que ancho (0,31-0,36 mm), un poco estrechado en la parte posterior. Margen anterior recto, levemente crenulado, sin hiato medial. Margen posterior suavemente curvado. Márgenes laterales con dos tres dentículos posteriores muy bajos y romos, apenas esbozados. Superficie cubierta por microrreticulación subhexagonal. Disco aplanado, con una línea media y un par de surcos laterales longitudinales leves. *Quetotaxia*: un par de setas largas en el primer tercio de los márgenes laterales, un par de setas largas en los ángulos posteriores, una hilera de cinco o seis pares de setas [**l-(l)-l-l-l-l/l-l-l-l-(l)-l**] paralelas al margen anterior, dos pares de setas paralelas al margen posterior [**l-l-l**], una hilera de setas pequeñas y finas regularmente distribuidas en los márgenes anterior y posterior, una hilera de setas cortas en los márgenes laterales y cuatro o cinco pares de hileras longitudinales irregulares de pubescencia corta en el disco. Sutura del proepisterno visible. Apófisis prosternal redondeada. Margen anterior del prosterno con una hilera de setas largas y finas y entre seis y ocho pares de setas cortas paralelas a ella. Prosterno cubierto de pubescencia dispersa, ausente en los proepisternos. Mesoepisternos con un par de fosetas laterales profundas en hembras; suaves en machos. Metaepisternos con un par de fosetas laterales profundas en hembras, suaves en machos. **ÉLITROS** (Fig. 82 A): aproximadamente dos veces más largos (0,71-0,80 mm) que anchos (0,31-0,35 mm), subparalelos. Márgenes laterales con 18-21 dentículos bien definidos, progresivamente más leves hacia la zona posterior. Margen apical suavemente redondeado, con dos pares de dentículos: un par asociado a la 7ª estría, y un par sutural muy anguloso, formado por exageración del ángulo natural de la sutura. Ángulo humeral suavemente marcado. Disco aplanado, con carenas longitudinales laterales asociadas a la 7ª estría, formando unos surcos apreciables en el margen apical. Superficie con microrreticulación subhexagonal irregular. En las hembras existe un par de hendiduras muy leves en la parte dorsal de los élitros. Poros elitrales grandes, bien definidos, en región escutelar, sutura media, disco y 7ª estría. Órgano transversal escutelar con margen recto. Un par de “ojales” muy pequeños y atrofiados junto a la base de los élitros. *Quetotaxia*:

serie umbilicada con un grupo anterior de cuatro setas y un grupo posterior de dos setas (4+2). Un par de setas escutulares y un par de setas destacadas paralelas a ellas. Sin setas disciales verdaderas, pero con varias “pseudodiscales” (setas destacadas del resto de pubescencia). Cinco o seis pares de hileras longitudinales de pubescencia discal larga e irregular, la tercera hilera presenta setas de distinta longitud. Un par de setas apicales y dos pares de subapicales, largas. Márgenes laterales orlados con una seta corta en cada dentículo. **PATAS** (Fig. 82 B): con dimorfismo sexual. Profémur, protibia, mesofémur y mesotibia sin caracteres especiales. Solapa metacoxal suavemente redondeada. Metatrocánteres muy angulosos, con una proyección dentiforme grande en el ángulo interno; las hembras presentan los mismos rasgos, pero suavizados. Metafémures sin caracteres especiales. Metatibias con la región distal apenas dilatada. Los machos presentan un pelo metatibial de longitud media acompañado de una seta corta y muy robusta (“espólón”) en el margen interno. Este pelo aparece también en hembras, pero muy corto. Lado interno de los fémures liso. Tarsos claramente pentámeros en todas las patas. Uñas curvadas, simples. **ABDOMEN** (Fig. 82 B): cubierto por microrreticulación irregular. Espacio intermetacoxal no ensanchado. Un par de fosetas ventrales profundas en el primer ventrito de las hembras; ausentes en los machos. Último ventrito con un “cinturón” de microescultura escamosa y fina (cada escama con el borde fina e irregularmente serrado en ambos sexos), margen posterior con un par de muescas laterales y seis u ocho pares de setas, con un marcado dimorfismo sexual: **l-(s)-s-s-l-s-s/s-l-s-l-s-s-(s)-l**. **GENITALIA MASCULINA** (Fig. 82 C 1-4): Edeago con lóbulo medio falciforme (longitud: 0,24 mm), robusto, lámina media suavemente curvada; más o menos recto en vista dorsal. Ápice subtriangular, romo. Endofalo con escleritos cortos y robustos, curvados, en forma de “sillín de bicicleta”, con una proyección anterior muy larga y destacada, sinuosamente curvada. Parámetros subtriangulares, con dos setas apicales desiguales, larga y corta (especialmente evidente en el parámetro derecho). Esclerito anular (IX esterno abdominal) subtriangular-arqueado con margen apical suavemente proyectado y romo, ligeramenre ladeado (modelo 14, Fig. 55). **GENITALIA FEMENINA** (Fig. 82 D): acorde al modelo general descrito por VIGNA-TAGLIANTI (1972). Gonocoxitos tubulares robustos, con seta apical doble. Seta lateral en la parte media del gonocoxito, además de varios poros. Gonosubcoxitos estrechos y apuntados. Conducto espermatecal muy largo, dividido en un tramo proximal fino (0,003 mm de diámetro) y uno distal, grueso (0,009 mm de diámetro). Espermateca subcilíndrica-reniforme (longitud 0,019 mm). Glándula espermatecal tubular-cónica (longitud: 0,021 mm), distalmente esclerotizada. Armadura genital (segmento abdominal/terguito VIII) con margen liso y redondeado o levemente subtriangular, cubierto por una hilera de setas finas; proyecciones laterales de tamaño medio, dilatadas distalmente.

***Typhlocharis bullaquensis* Zaballos & Ruíz-Tapiador, 1997**

Typhlocharis bullaquensis Zaballos & Ruíz-Tapiador: Zaballos & Ruíz-Tapiador, 1997: 102-105, 106.

Typhlocharis bullaquensis Zaballos & Ruíz-Tapiador: Zaballos, 2003: 241.

Typhlocharis bullaquensis Zaballos & Ruíz-Tapiador: Lorenz, 2005: 202.

Locus Typicus: Retuerta del Bullaque, Ciudad Real, España

Material estudiado:

HOLOTIPO: 1♂, Retuerta del Bullaque, Ciudad Real, ESPAÑA, 12-03-1992, 820 m, I. Ruíz-Tapiador leg. (Coll. J.P. Zaballos, UCM). **PARATIPOS:** 5♂♂, 4♀♀, mismos datos que el holotipo (Coll. J.P. Zaballos, UCM).

Diagnosis:

Coleóptero endógeo de pequeño tamaño, anoftalmo, con cuerpo estrecho y subrectangular cubierto de tegumento microrreticulado y pubescencia dispersa. Vértex sin *pars stridens*. Machos con cápsula cefálica más grande que en las hembras. Mandíbulas muy robustas y angulosas, “en tenaza”, más desarrolladas en machos. Clípeo suavemente curvado, labro escotado. Gula estrecha. Élitros con dos pares de denticúlos en el margen apical, asociados a la 7ª estría y a la sutura. Poros grandes, muy definidos. Serie umbilicada con seis setas (4+2). Metatrocánteros con dimorfismo sexual, más angulosos en machos. Machos con pelo metatibial y “espolón”. Hembras con un par de fasetas ventrales dobles, profundas. Edeago falciforme, muy curvado, con ápice subtriangular, romo. Escleritos del endofalo en forma de “sillín de bicicleta”. Genitalia femenina con gonocoxitos tubulares, con seta lateral; conducto espermatecal muy largo, espermateca subcilíndrica-reniforme (Fig. 83).

Descripción:

Longitud 1,47-1,55 mm (machos), 1,41-1,44 mm (hembras). Insecto anoftalmo, despigmentado, de color amarillo pálido a marrón. Tegumento pubescente y microrreticulado (Fig. 83). **CABEZA** (Fig. 83 A y B): más ancha (0,30-0,35 mm) que larga (0,28-0,35 mm), con superficie microrreticulada (patrón subhexagonal). Dimorfismo sexual en las proporciones de la cápsula cefálica: más grande en machos, “normal” en hembras. Sin órgano estridulador (*pars stridens*). Depresión semilunar posterolateral en ambos lados de la cápsula cefálica. Labro levemente escotado, más leve en hembras, con una zona triangular central más esclerotizada. Clípeo con el margen anterior cubierto por un reborde curvado, en grado ligeramente variable entre individuos. Antenas moniliformes, con 11 antenómeros reniformes (**morfo 2**), el último piriforme. Pedúnculo del tercer antenómero no alargado. *Sensilla coeloconica* (**sc**) en el último antenómero distribuidas en un patrón de una **sc** anterodorsal y una posterodorsal. Una **sc** ventral en los antenómeros 5º y 6º. Mandíbulas con claro dimorfismo sexual, muy robustas y angulosas (“en forma de tenaza”) en los machos, gráciles y de aspecto normal en hembras. Con abultamientos cuticulares en la zona dorsal en el ángulo externo de las mandíbulas. Mandíbula derecha con un diente terebral y un reborde muy marcado, en solapa. Mandíbula izquierda con un borde prominente, proyectado en solapa. Labio sin características especiales, con un diente medio romo. Lígula con lóbulo medio triangular bajo, con un pequeño mamelón, y paraglosas largas. Gula de tipo estrecho, aproximadamente cuatro veces más larga que ancha. *Quetotaxia cefálica*: seis pares de setas labrales (**s-s-l-m-s-m/m-s-m-l-s-s**), dos pares de setas clipeales (**l-s/s-l**), un par frontales, dos pares supraoculares (anterior y posterior), un par supraantennales, dos pares de setas occipitales y un par de setas genales, además de pubescencia dispersa por toda la cápsula cefálica a excepción del cuello. Labio con un par de setas cerca de la base del diente medio, un par de setas largas cerca de la base de los epilobios, un par de setas muy cortas cerca del ápice de los epilobios y uno o dos pares de setas muy cortas cerca de la sutura posterior. Prebasilar con dos pares de setas cerca del margen anterior (el par lateral mucho más largo), un par lateral de setas muy cortas en la zona media y dos pares de setas (el par lateral mucho más largo) en la región posterior, con una distribución irregular en distintos individuos. **TÓRAX** (Fig. 83 A y B): Pronoto subtrapezoidal, más largo (0,40-0,42 mm) que ancho (0,33-0,36 mm), un poco

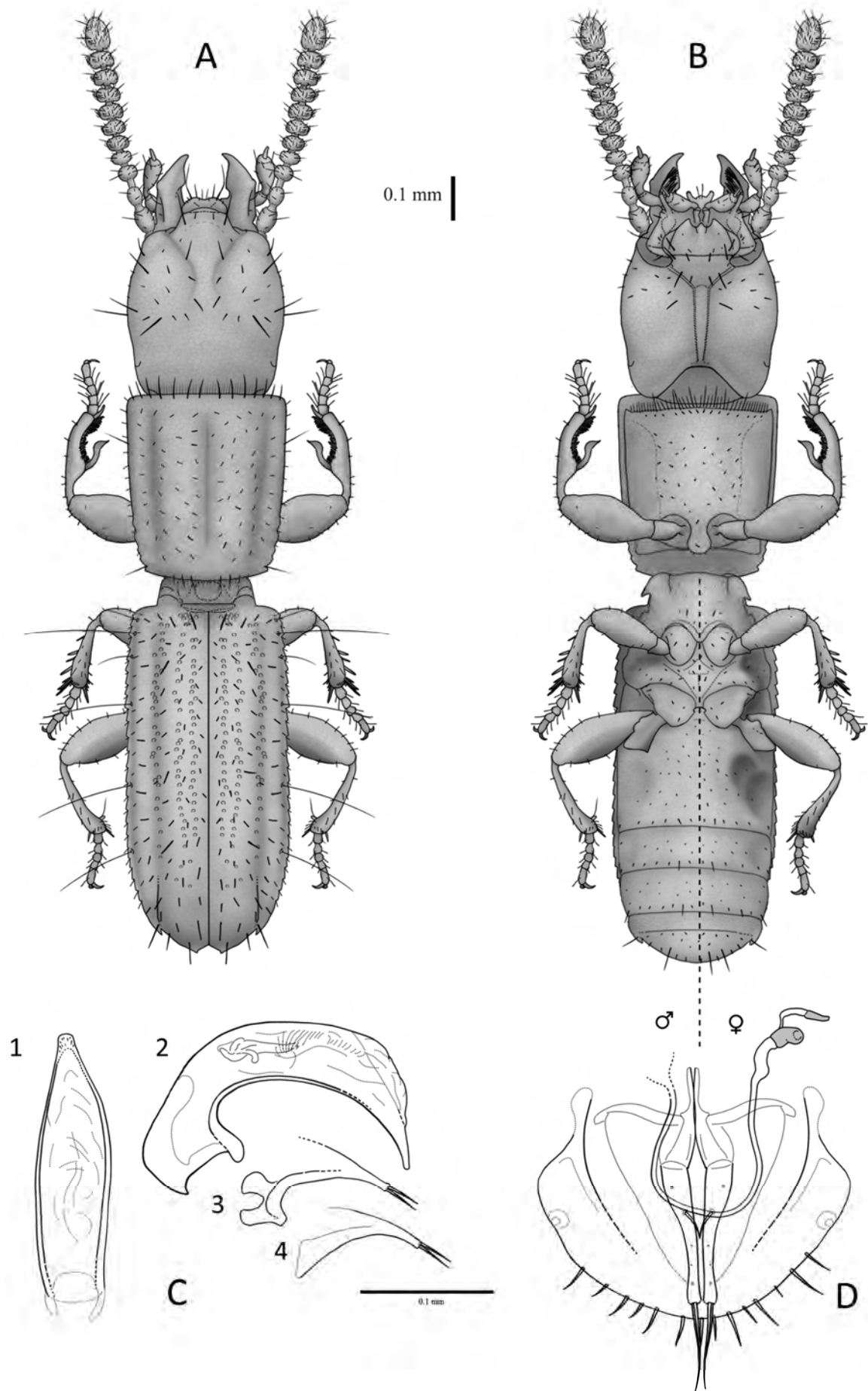


Fig. 83. *Typhlocharis bullaquiensis* Zaballos & Ruiz-Tapiador, 1997. A.- *Habitus* dorsal. B.- *Habitus* ventral. Escala: 0.1 mm. C.- Genitalia masculina: 1) edeago en vista dorsal, 2) edeago en vista lateral, 3) parámero derecho, 4) parámero izquierdo. D.- Genitalia femenina. Escala: 0.1 mm.

estrechado en la parte posterior. Margen anterior recto, apenas crenulado, sin hiato medial. Margen posterior levemente curvado. Márgenes laterales con aproximadamente tres dentículos posteriores, bajos y romos. Superficie cubierta por microrreticulación subhexagonal. Disco aplanado, con una línea media y un par de surcos laterales longitudinales leves. *Quetotaxia*: un par de setas largas en el primer tercio de los márgenes laterales, un par de setas largas en los ángulos posteriores, una hilera de siete u ocho pares de setas [1-(1)-1-1-1-1-1-1/1-1-1-1-1-1-(1)-1] paralelas al margen anterior, tres o cuatro pares de setas paralelas al margen posterior [(s)-m-1-1/1-1-m-(s)], una hilera de setas pequeñas y finas regularmente distribuidas en los márgenes anterior y posterior, una hilera de setas cortas en los márgenes laterales y cuatro o cinco pares de hileras longitudinales irregulares de pubescencia corta en el disco. Sutura del proepisterno visible. Apófisis prosternal redondeada. Margen anterior del prosterno con una hilera de setas largas y finas y entre seis y ocho pares de setas cortas paralelas a ella. Prosterno cubierto de pubescencia dispersa, ausente en los proepisternos. Mesoepisternos con un par de fosetas laterales, muy profundas y nítidas en hembras; bien marcadas pero suaves en machos. Metaepisternos con un par de fosetas laterales muy profundas en hembras, leves en machos. **ÉLITROS** (Fig. 83 A): aproximadamente dos veces más largos (0,71-0,78 mm) que anchos (0,33-0,37 mm), subparalelos. Márgenes laterales con 24-26 dentículos bien definidos, algo más leves en la zona posterior, pero nítidos en toda la longitud del margen. Margen apical suavemente redondeado, con dos pares de dentículos: un par asociado a la 7ª estría y un par sutural, bien desarrollados. Ángulo humeral suavemente marcado. Disco aplanado, con carenas longitudinales laterales asociadas a la 7ª estría, formando unos surcos apreciables en el margen apical. Superficie con microrreticulación subhexagonal irregular. Poros elitrales grandes, intensamente marcados, en región escutelar, sutura media, disco y 7ª estría. Órgano transversal escutelar con margen más o menos recto o suavemente curvado/subtriangular (en algunas hembras). Un par de “ojales” muy pequeños y atrofiados junto a la base de los élitros. *Quetotaxia*: serie umbilicada con un grupo anterior de cuatro setas y un grupo posterior de dos setas (4+2). Un par de setas escutelares y un par de setas pubescentes destacadas paralelas a ellas. Sin setas discales verdaderas, pero con tres o cuatro pares de “pseudodiscales” (setas destacadas del resto de la pubescencia). Cinco o seis pares de hileras longitudinales de pubescencia discal larga e irregular, la tercera hilera presenta setas de distinta longitud. Un par de setas apicales y dos pares de subapicales, largas. Márgenes laterales orlados con una seta corta en cada dentículo, formando una hilera. **PATAS** (Fig. 83 B): con dimorfismo sexual. Profémur, protibia, mesofémur y mesotibia sin caracteres especiales. Solapa metacoxal suavemente redondeada. Metatrocánteres angulosos, con una pequeña proyección dentiforme en el ángulo interno; en las hembras son más suaves, cuadrangulares. Metafémures sin caracteres especiales. Metatibias con la región distal apenas dilatada. Los machos presentan un pelo metatibial de tamaño medio, acompañado de una seta corta y muy robusta (“espolón”) en el margen interno. Este pelo aparece también en hembras, pero muy corto. Lado interno de los fémures liso. Tarsos claramente pentámeros en todas las patas. Uñas curvadas, simples. **ABDOMEN** (Fig. 83 B): cubierto por microrreticulación irregular. Espacio intermetacoxal no ensanchado. Hembras con un par de fosetas ventrales dobles y muy profundas en el primer ventrito y un par de fosetas leves en el segundo ventrito. Machos con fosetas leves en el primer y segundo ventrito. Último ventrito con un “cinturón” de microescultura escamosa y fina (cada escama con el borde fina e irregularmente serrado en ambos sexos), margen posterior con un par de muescas laterales y seis u ocho pares de setas con un marcado dimorfismo sexual: 1-(s)-s-s-1-s-s/s-1-s-1-s-s-(s)-1. **GENITALIA MASCULINA** (Fig. 83 C 1-4): Edeago con lóbulo medio falciforme (longitud: 0,20 mm), robusto y alto, lámina media curvada; más o menos recto en vista dorsal. Ápice subtriangular, estrecho y romo.

Endofalo con escleritos cortos y robustos, curvados, más o menos en forma de “sillín de bicicleta”, con una proyección anterior moderada. Parámetros subtriangulares, con dos setas apicales de tamaño medio-largo. Esclerito anular (IX esterno abdominal) subtriangular-arqueado con margen apical triangular, suavemente proyectado y romo, ligeramente ladeado (modelo 16, Fig. 55). **GENITALIA FEMENINA** (Fig. 83 D): acorde al modelo general descrito por VIGNA-TAGLIANTI (1972). Gonocoxitos tubulares, con seta apical doble. Seta lateral en la parte media del gonocoxito, además de varios poros. Gonosubcoxitos estrechos y apuntados. Conducto espermatecal muy largo, dividido en dos regiones: una proximal, fina (0,004 mm de diámetro) y una distal, gruesa (0,009 mm de diámetro). Espermateca subcilíndrica-reniforme (longitud 0,023 mm). Glándula espermatecal tubular-cónica (longitud: 0,019 mm), distalmente esclerotizada. Armadura genital (segmento abdominal/terguito VIII) con margen liso y redondeado, cubierto por una hilera de setas finas; proyecciones laterales de tamaño medio, dilatadas distalmente.

***Typhlocharis monastica* Zaballos & Wrase, 1998**

Typhlocharis monasticus Zaballos & Wrase: Zaballos & Wrase, 1998: 44-46.

Typhlocharis monastica Zaballos & Wrase: Zaballos, 2003: 241.

Typhlocharis monastica Zaballos & Wrase: Lorenz, 2005: 202.

Locus Typicus: Santuario de S. Miguel de Aralar, Navarra, España

Material estudiado:

HOLOTIPO: 1♂, Santuario de S. Miguel de Aralar, Navarra, ESPAÑA, 26-04-1997, J.P. Zaballos leg. (Coll. J.P. Zaballos, UCM). **PARATIPOS:** 1♂, 1♀, mismos datos que el holotipo, 1♂, 1♀, misma localidad, 05-04-1997, J.P. Zaballos leg. (Coll. J.P. Zaballos, UCM).

OTRO MATERIAL: 1♂ (IBE882), 1♀ (IBE881), 1 ? (IBE879), Mañana-Mugarra, Urquiola NP (43° 08' N, 02° 40' O), Bizkaia, ESPAÑA, 14-05-2006, C. Hernando leg. (Coll. C. Andújar, NHM).

Diagnosis:

Coleóptero endógeo de pequeño tamaño, anoftalmo, con cuerpo estrecho y subrectangular cubierto de tegumento microrreticulado y pubescencia dispersa. Vértex con *pars stridens*. Élitros con un par de dentículos en el margen apical, asociados a la 7ª estría. Serie umbilicada con seis setas (4+2). Patas con dimorfismo sexual, afectando a profémur, mesotibias y metatibias. Abdomen con un tubérculo medial prominente en los machos, un par de fosetas ventrales profundas en las hembras. Edeago falciforme robusto, con escleritos del endofalo cortos, “en Z”. Genitalia femenina con gonocoxitos unguiformes, con seta lateral larga y gruesa; espermateca subcilíndrica-redondeada (Fig. 84).

Descripción:

Longitud 1,22-1,31 mm (machos), 1,12-1,27 mm (hembras). Insecto anoftalmo, despigmentado, de color amarillo pálido a marrón. Tegumento pubescente y microrreticulado (Fig. 84). **CABEZA** (Fig. 84 A y B): más ancha (0,26-0,30 mm) que larga (0,21-0,25 mm), con superficie microrreticulada (patrón subhexagonal). Órgano estridulador (*pars stridens*) en la región del vértex, en ambos sexos. Depresión semilunar posterolateral en ambos lados de la cápsula cefálica. Labro subrectangular, con una zona triangular central más esclerotizada. Clípeo con margen anterior recto. Antenas moniliformes, con 11 antenómeros progresivamente subcuadrados (**morfo 1**), el último piriforme. Pedúnculo del tercer antenómero muy largo (aproximadamente 1,07 veces la longitud del cuerpo del antenómero). Patrón de *sensilla coeloconica* (**sc**) del último antenómero formado por tres **sc** anterodorsales y una posterodorsal. Una **sc** ventral en los antenómeros 5º y 6º. Mandíbulas sin dientes terebrales. Labio sin características especiales, con un diente medio romo. Lígula con lóbulo medio curvado y paraglosas largas. Gula de tipo ancho, aproximadamente dos veces más larga que ancha. *Quetotaxia cefálica*: cinco o

seis pares de setas labrales ((s)-s-l-m-s-m/m-s-m-l-s-(s)), dos pares de setas clipeales (l-s/s-l), un par frontales, dos pares supraoculares (anterior y posterior), un par supraantennales, dos pares de setas occipitales y un par de setas genales, además de pubescencia dispersa. Labio con un par de setas cerca de la base del diente medio, un par de setas largas cerca de la base de los epilobios, un par de setas muy cortas cerca del ápice de los epilobios y uno o dos pares de setas muy cortas cerca de la sutura posterior. Prebasilar con dos pares de setas cerca del margen anterior (el par lateral mucho más largo), un par lateral de setas muy cortas en la zona media y dos pares de setas (el par lateral mucho más largo) en la región posterior, variable en distintos individuos. **TÓRAX** (Fig. 84 A y B): Pronoto subtrapezoidal-cuadrado, apenas más largo (0,31-0,35 mm) que ancho (0,29-0,33 mm), un poco estrechado en la parte posterior. Márgenes anterior y posterior más o menos rectos. Margen anterior, levemente crenulado, por lo general sin hiato medial, aunque en algunos ejemplares puede verse un hiato muy estrecho. Dos o tres dentículos posteriores, muy romos y bajos. Superficie cubierta por microrreticulación subhexagonal. Disco aplanado, con una línea media y un par de surcos laterales longitudinales leves. *Quetotaxia*: un par de setas largas en el primer tercio de los márgenes laterales, un par de setas largas en los ángulos posteriores, una hilera de seis pares de setas [l-l-l-l-l-l/l-l-l-l-l-l] paralelas al margen anterior, tres pares de setas paralelas al margen posterior [m-l-l-l-l-l], una hilera de setas pequeñas y finas regularmente distribuidas en los márgenes anterior (gruesas) y posterior, una hilera de setas cortas en los márgenes laterales y cuatro o cinco pares de hileras longitudinales irregulares de pubescencia corta en el disco. Sutura del proepisterno visible. Apófisis prosternal redondeada. Margen anterior del prosterno con una hilera de setas largas y finas y entre seis y ocho pares de setas cortas paralelas a ella. Prosterno cubierto de pubescencia dispersa, ausente en los proepisternos. Mesoepisternos apenas hundidos (sin fosetas). Metaepisternos con un par de fosetas laterales suaves y bien definidas, algo más patentes en las hembras. **ÉLITROS** (Fig. 84 A): aproximadamente dos veces más largos (0,60-0,71 mm) que anchos (0,31-0,35 mm), subparalelos. Márgenes laterales con 17-18 dentículos muy leves, apenas insinuados más allá del primer tercio de la longitud del margen. Margen apical suavemente redondeado, con un par de pequeños dentículos asociado a la 7ª estría. Ángulo humeral suavemente marcado. Disco aplanado, con carenas longitudinales laterales asociadas a la 7ª estría, formando unos surcos apreciables en el margen apical. Superficie con microrreticulación subhexagonal irregular. Poros elitrales no distinguibles. Órgano transversal escutelar con margen recto. Un par de “ojales”, ovales, junto a la base de los élitros. *Quetotaxia*: serie umbilicada con un grupo anterior de cuatro setas y un grupo posterior de dos setas (4+2). Un par de setas escutelares. Sin setas disciales aparentes, aunque algunas setas destacan sobre el resto de la pubescencia. Cinco o seis pares de hileras longitudinales de pubescencia discal corta e irregular, la tercera hilera presenta setas de distinta longitud. Setas apicales cortas; un par de subapicales largas. Márgenes laterales orlados con una seta corta en cada dentículo. **PATAS** (Fig. 84 B): con dimorfismo sexual. Profémures de los machos en forma de maza, con el margen interno muy dilatado en la zona medio-distal; profémures de las hembras de apariencia normal. Protibia y mesofémur sin caracteres especiales. Mesotibias con entre cinco y ocho pequeños dentículos en la zona distal del margen interno, de aspecto ondulado o serrado, presentes en ambos sexos pero menos conspicuos en hembras. Solapa metacoxal suavemente redondeada. Metatrocánteres redondeados. Metafémures con el margen interno fuertemente anguloso. Metatibias con la región distal levemente dilatada, con cuatro o cinco dentículos muy romos y amplios, truncados, distalmente en el margen interno en los machos. Lado interno de los fémures liso. Tarsos claramente pentámeros en todas las patas. Uñas curvadas, simples.

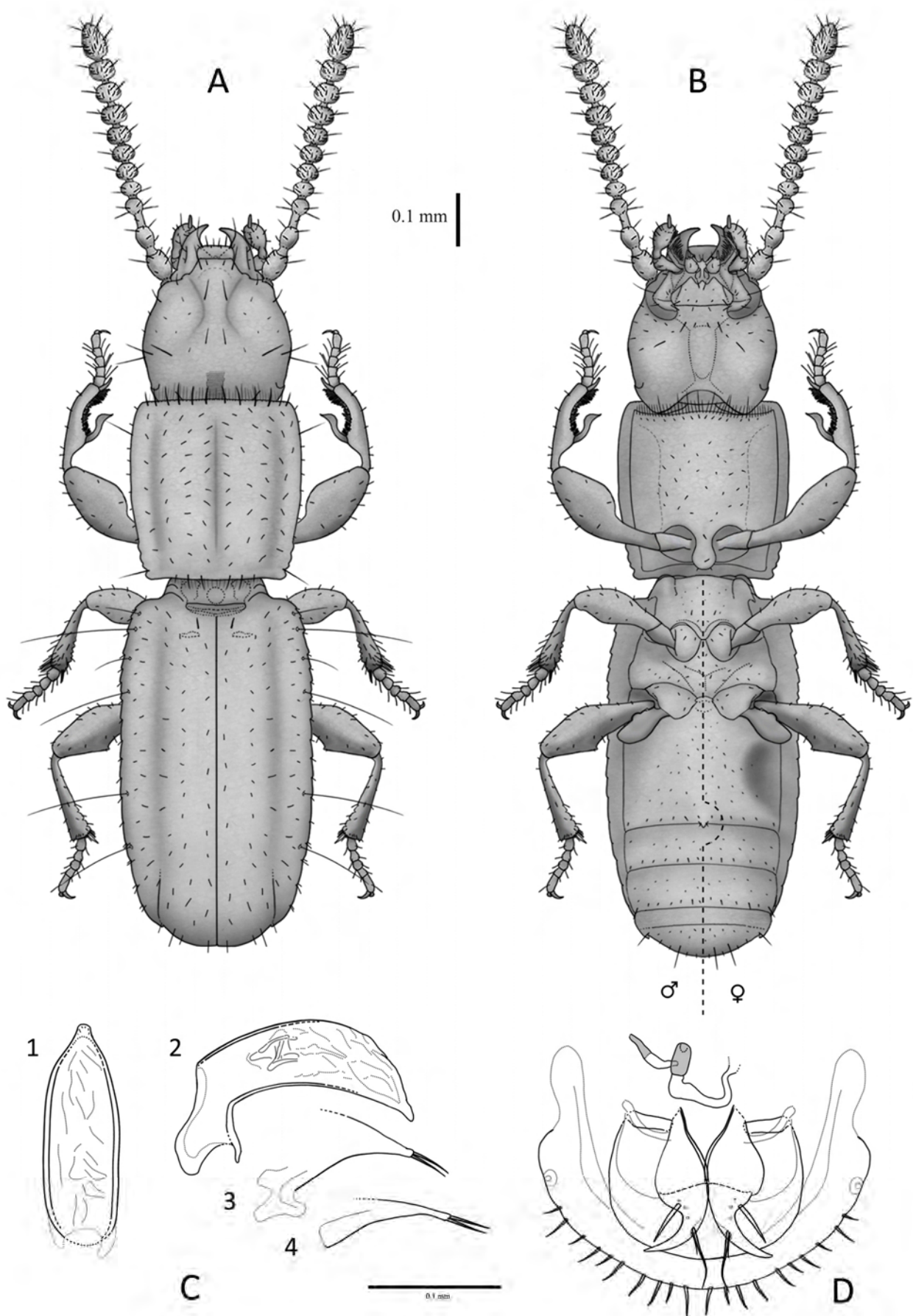


Fig. 84. *Typhlocharis monastica* Zaballo & Wrase, 1998. A.- *Habitus* dorsal. B.- *Habitus* ventral. Escala: 0.1 mm. C.- Genitalia masculina: 1) edeago en vista dorsal, 2) edeago en vista lateral, 3) parámero derecho, 4) parámero izquierdo. D.- Genitalia femenina. Escala: 0.1 mm.

ABDOMEN (Fig. 84 B): cubierto por microrreticulación irregular. Espacio intermetacoxal no ensanchado. Hembras con un par de fosetas ventrales profundas en el primer ventrito. Machos sin fosetas, con un tubérculo medial prominente en el margen posterior del primer ventrito. Último ventrito con un “cinturón” de microescultura escamosa y fina (cada escama con el borde fina e irregularmente serrado en ambos sexos), margen posterior con un par de muescas laterales y seis o siete pares de setas, con un marcado dimorfismo sexual: **l-s-s-l-s-s/s-l-s-l-s-s-l**. **GENITALIA MASCULINA** (Fig. 84 C 1-4): Edeago con lóbulo medio falciforme (longitud: 0,18 mm), robusto, corto y alto, lámina media levemente curvada; más o menos recto en vista dorsal. Ápice breve y romo, en forma de “cuello de botella”. Endofalo con varios escleritos cortos y delgados, formando un dibujo irregular en forma de “Z”. Parámetros subtriangulares, con dos setas apicales de tamaño medio-largo. Esclerito anular (IX esterno abdominal) subtriangular-arqueado con margen apical triangular, suavemente proyectado y romo, ligeramenre ladeado (modelo 17, Fig. 55). **GENITALIA FEMENINA** (Fig. 84 D): no se ajusta al modelo descrito por VIGNA-TAGLIANTI (1972). Gonocoxitos unguiformes, con una seta “apical” larga en la curvatura externa del margen del gonocoxito, acompañada de una seta pequeña y fina. Seta lateral larga y gruesa en la parte media de la curvatura interna del gonocoxito, además de varios poros. Gonosubcoxitos apuntados, en forma de lágrima. Conducto espermatecal corto, gradualmente más grueso hacia distal. Espermateca subcilíndrica-redondeada, con forma de “cacahuete” o “tonel” (longitud 0,024 mm). Glándula espermatecal tubular-cónica (longitud: 0,02 mm), distalmente esclerotizada. Armadura genital (segmento abdominal/terguito VIII) con margen liso y redondeado, cubierto por una hilera de setas finas; proyecciones laterales cortas y muy anchas, dilatadas distalmente, en forma de espátula.

***Typhlocharis peregrina* Zaballos & Wrase, 1998**

Typhlocharis peregrinus Zaballos & Wrase: Zaballos & Wrase, 1998: 46-47.

Typhlocharis peregrina Zaballos & Wrase: Zaballos, 2003: 241.

Typhlocharis peregrina Zaballos & Wrase: Lorenz, 2005: 202.

Locus Typicus: Nagore, Navarra, España

Material estudiado:

HOLOTIPO: 1♂, Nagore, Navarra, ESPAÑA, 26-04-1997, 600 m, J.P. Zaballos leg. (Coll. J.P. Zaballos, UCM).

PARATIPOS: 1♂, 1♀ mismos datos que el holotipo, J.P. Zaballos leg. (Coll. J.P. Zaballos, UCM).

OTRO MATERIAL: 1♂ (CA45), 1♀ (CA46), Nagore (42° 51' N, 01° 22' O), Navarra, ESPAÑA, 21-09-2008, 603 m, C. Andújar, Arribas, P. & J. Lencina leg.; 1♂ (CA39), 1♀ (CA40), Artajona (42° 37' N, 01° 46' O), Navarra, ESPAÑA, 20-08-2008, 470 m, C. Andújar & Arribas, P. leg. (Coll. C. Andújar, NHM).

Diagnosis:

Coleóptero endógeo de pequeño tamaño, anoftalmo, con cuerpo estrecho y subrectangular cubierto de tegumento microrreticulado y pubescencia dispersa. Vértex con *pars stridens*. Élitros con un par de denticulos en el margen apical, asociados a la 7ª estría. Serie umbilicada con seis setas (4+2). Patas con dimorfismo sexual, afectando a profémur, mesotibias y metatibias. Abdomen con un tubérculo medial prominente en los machos, un par de fosetas ventrales profundas en las hembras. Edeago falciforme robusto, con escleritos del endofalo cortos y delgados, formando un dibujo irregular. Genitalia femenina con gonocoxitos unguiformes, con seta lateral fina; espermateca subcilíndrica-redondeada (Fig. 85).

Descripción:

Longitud 1,13-1,28 mm (machos), 1,22 mm (hembras). Insecto anoftalmo, despigmentado, de color amarillo pálido a marrón. Tegumento pubescente y

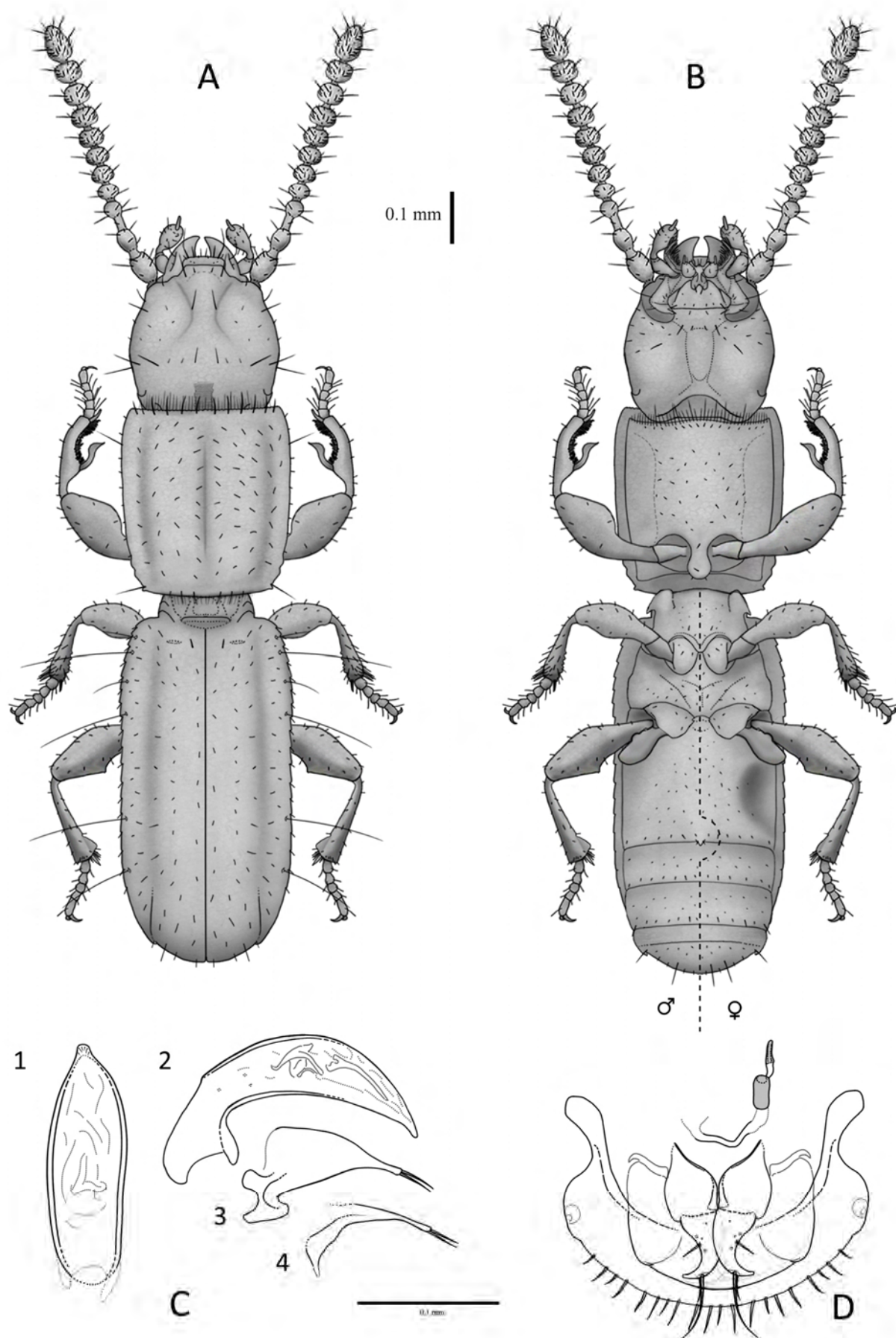


Fig. 85. *Typhlocharis peregrina* Zaballos & Wrase, 1998. A.- *Habitus* dorsal. B.- *Habitus* ventral. Escala: 0.1 mm. C.- Genitalia masculina: 1) edeago en vista dorsal, 2) edeago en vista lateral, 3) parámetro derecho, 4) parámetro izquierdo. D.- Genitalia femenina. Escala: 0.1 mm.

microrreticulado (Fig. 85). **CABEZA** (Fig. 85 A y B): más ancha (0,28-0,29 mm) que larga (0,20-0,25 mm), con superficie microrreticulada (patrón subhexagonal). Órgano estridulador (*pars stridens*) en la región del vértex, en ambos sexos. Depresión semilunar posterolateral en ambos lados de la cápsula cefálica. Labro subrectangular, con una zona triangular central más esclerotizada. Clípeo con margen anterior recto. Antenas moniliformes, con 11 antenómeros progresivamente subcuadrados (**morfo 1**), el último piriforme. Pedúnculo del tercer antenómero muy largo (aproximadamente 1,03 veces la longitud del cuerpo del antenómero). Patrón de *sensilla coeloconica* (**sc**) en el último antenómero formado por tres **sc** anterodorsales y una posterodorsal. Una **sc** ventral en los antenómeros 5° y 6°. Mandíbulas sin dientes terebrales, en algunos individuos puede aparecer un pequeño diente terebral en la mandíbula derecha. Labio sin características especiales, con un diente medio romo. Lígula con lóbulo medio curvado y paraglossas largas. Gula de tipo ancho, aproximadamente dos veces más larga que ancha. *Quetotaxia cefálica*: cinco o seis pares de setas labrales ((**s**)-**s-l-m-s-m/m-s-m-l-s(s)**), dos pares de setas clipeales (**l-s/s-l**), un par frontales, dos pares supraoculares (anterior y posterior), un par supraantennales, dos pares de setas occipitales y un par de setas genales, además de pubescencia dispersa. Labio con un par de setas cerca de la base del diente medio, un par de setas largas cerca de la base de los epilobios, un par de setas muy cortas cerca del ápice de los epilobios y dos pares de setas muy cortas cerca de la sutura posterior. Prebasilar con dos pares de setas cerca del margen anterior (el par lateral mucho más largo), un par lateral de setas muy cortas en la zona media y dos pares de setas (el par lateral mucho más largo) en la región posterior, variable en distintos individuos. **TÓRAX** (Fig. 85 A y B): Pronoto subtrapezoidal-subrectangular, más largo (0,32-0,36 mm) que ancho (0,30-0,33 mm), ligeramente estrechado en la parte posterior. Margen anterior recto, con crenulación muy leve, sin hiato medial. Margen posterior levemente curvado. Márgenes laterales con dos o tres dentículos posteriores, bajos y romos. Superficie cubierta por microrreticulación subhexagonal. Disco aplanado, con una línea media y un par de surcos laterales longitudinales leves. *Quetotaxia*: un par de setas largas en el primer tercio de los márgenes laterales, un par de setas largas en los ángulos posteriores, una hilera de cinco o seis pares de setas [**l-(l)-l-l-l-l/l-l-l-l-(l)-l**] paralelas al margen anterior, dos o tres pares de setas paralelas al margen posterior [(**s**)-**l-l-l-l(s)**], una hilera de setas pequeñas y finas regularmente distribuidas en los márgenes anterior y posterior, una hilera de setas cortas en los márgenes laterales y cuatro o cinco pares de hileras longitudinales irregulares de pubescencia corta en el disco. Sutura del proepisterno visible. Apófisis prosternal redondeada. Margen anterior del prosterno con una hilera de setas largas y finas y entre seis y ocho pares de setas cortas paralelas a ella. Prosterno cubierto de pubescencia dispersa, ausente en los proepisternos. Mesoepisternos apenas hundidos (sin fosetas). Metaepisternos con un par de fosetas laterales suaves y bien definidas. **ÉLITROS** (Fig. 85 A): aproximadamente dos veces más largos (0,61-0,67 mm) que anchos (0,30-0,33 mm), subparalelos. Márgenes laterales con 18-19 dentículos bien definidos en el primer tercio de la longitud del margen, muy leves posteriormente. Margen apical suavemente redondeado, con un par de dentículos muy pequeños asociados a la 7ª estría. Ángulo humeral suavemente marcado. Disco aplanado, con carenas longitudinales laterales asociadas a la 7ª estría, formando unos surcos apreciables en el margen apical. Superficie con microrreticulación subhexagonal irregular. Poros elitrales apenas distinguibles, muy pequeños y dispersos, en disco y 7ª estría. Órgano transversal escutelar con margen recto. Un par de “ojales”, en forma de ranura, junto a la base de los élitros. *Quetotaxia*: serie umbilicada con un grupo anterior de cuatro setas y un grupo posterior de dos setas (**4+2**). Un par de setas escutelares. Sin setas discales aparentes, aunque algunas setas destacan sobre el resto de la pubescencia. Cinco o seis pares de hileras longitudinales de

pubescencia discal corta e irregular, la tercera hilera con setas de distinta longitud. Setas apicales cortas; un par de subapicales largas. Márgenes laterales orlados con una seta corta en cada denticulo. **PATAS** (Fig. 85 B): con dimorfismo sexual. Profémures de los machos en forma de maza, con el margen interno muy dilatado en la zona medio-distal; profémures de las hembras de apariencia normal. Protibia y mesofémur sin caracteres especiales. Mesotibias con entre cuatro y seis pequeños denticulos en la zona distal del margen interno, de aspecto ondulado o serrado, presentes en ambos sexos pero suavizados en hembras. Solapa metacoxal suavemente redondeada. Metatrocánteres redondeados. Metafémures con el margen interno fuertemente anguloso. Metatibias con la región distal apenas dilatada, con una proyección subtriangular plana en el ángulo distal del margen interno en los machos, inexistente en hembras. Lado interno de los fémures liso. Tarsos claramente pentámeros en todas las patas. Uñas curvadas, simples. **ABDOMEN** (Fig. 85 B): cubierto por microrreticulación irregular. Espacio intermetacoxal no ensanchado. Hembras con un par de fosetas ventrales profundas en el primer ventrito. Machos sin fosetas, con un tubérculo medial pequeño, con dos setas muy cortas en su base, en el margen posterior del primer ventrito. Último ventrito con un “cinturón” de microescultura escamosa y fina (cada escama con el borde fina e irregularmente serrado en ambos sexos), margen posterior con un par de muescas laterales y seis o siete pares de setas, con un marcado dimorfismo sexual: **l-s-s-l-s-s/s-l-s-l-s-s-l**. **GENITALIA MASCULINA** (Fig. 85 C 1-4): Edeago con lóbulo medio falciforme (longitud: 0,18 mm), robusto, corto y alto, lámina media levemente curvada; más o menos recto en vista dorsal. Ápice breve y romo, en forma de “cuello de botella”. Endofalo con varios escleritos cortos y delgados, en dos grupos, uno anterior en forma de varilla delgada y uno posterior formando un breve dibujo irregular. Parámetros subtriangulares, adelgazados en la zona distal, con dos setas apicales de tamaño medio-largo. Esclerito anular (IX esterno abdominal) subtriangular-arqueado con margen apical subtriangular, suavemente proyectado, romo y ligeramenre ensanchado, en forma de espátula (modelo 17, Fig. 55). **GENITALIA FEMENINA** (Fig. 85 D): no se ajusta al modelo descrito por VIGNA-TAGLIANTI (1972). Gonocoxitos unguiformes, con una seta “apical” larga en la curvatura externa del margen del gonocoxito, acompañada de una seta pequeña y fina. Seta lateral fina en la parte media de la curvatura interna del gonocoxito, además de poros dispersos. Gonosubcoxitos apuntados, en forma de lágrima. Conducto espermatecal corto, gradualmente más grueso hacia la zona distal. Espermateca subcilíndrica-redondeada, con forma de “cacahuete” o “tonel” (longitud 0,024 mm). Glándula espermatecal tubular-cónica (longitud: 0,017 mm), distalmente esclerotizada. Armadura genital (segmento abdominal/terguito VIII) con margen liso y redondeado, cubierto por una hilera de setas finas; proyecciones laterales cortas y muy anchas, dilatadas distalmente, en forma de espátula.

***Typhlocharis navarica* Zaballos & Wrase, 1998**

Typhlocharis navaricus Zaballos & Wrase: Zaballos & Wrase, 1998: 47-50.

Typhlocharis navarica Zaballos & Wrase: Zaballos, 2003: 241.

Typhlocharis navarica Zaballos & Wrase: Lorenz, 2005: 202.

Locus Typicus: Nagore, Navarra, España

Material estudiado:

HOLOTIPO: 1♂, Nagore, Navarra, ESPAÑA, 26-04-1997, 600 m, J.P. Zaballos leg. (Coll. J.P. Zaballos, UCM).

PARATIPOS: 2♂♂, 2♀♀ mismos datos que el holotipo, J.P. Zaballos leg. (Coll. J.P. Zaballos, UCM).

Diagnosis:

Coleóptero endógeo de pequeño tamaño, anoftalmo, con cuerpo estrecho y subrectangular cubierto de tegumento microrreticulado y pubescencia dispersa. Vértex sin *pars stridens*. Élitros con un par de denticulos en el margen apical, asociados a la 7ª estría. Serie umbilicada con seis setas (4+2). Patas sin dimorfismo sexual, metafémures con un diente muy prominente. Abdomen con un tubérculo medial prominente en los machos, un par de fosetas ventrales profundas en las hembras. Edeago falciforme robusto, con escleritos del endofalo cortos y delgados, “en M”. Genitalia femenina con gonocoxitos tubulares cortos y robustos, con seta lateral fina; espermateca ovoide (Fig. 86).

Descripción:

Longitud 1,38-1,48 mm (machos), 1,30-1,32 mm (hembras). Insecto anoftalmo, despigmentado, de color amarillo pálido a marrón. Tegumento pubescente y microrreticulado (Fig. 86). **CABEZA** (Fig. 86 A y B): más ancha (0,29-0,31 mm) que larga (0,21-0,28 mm), con superficie microrreticulada (patrón subhexagonal). Sin órgano estridulador (*pars stridens*). Depresión semilunar posterolateral en ambos lados de la cápsula cefálica. Labro ligeramente escotado, con una zona triangular central más esclerotizada; escotadura más leve en hembras. Clípeo con el margen anterior cubierto por un reborde curvado. Antenas moniliformes, con 11 antenómeros progresivamente subcuadrados (**morfo 1**), el último piriforme. Pedúnculo del tercer antenómero muy largo (aproximadamente 1,06 veces la longitud del cuerpo del antenómero). Patrón de *sensilla coeloconica* (**sc**) en el último antenómero formado por dos **sc** anterodorsales y una posterodorsal. Una **sc** ventral en los antenómeros 5º y 6º. Ambas mandíbulas sin dientes terebrales y con un reborde interno muy marcado, en solapa. Labio sin características especiales, con un diente medio romo. Lígula con lóbulo medio triangular, con un pequeño mamelón, y paraglosas largas. Gula de tipo ancho, aproximadamente dos veces más larga que ancha. *Quetotaxia cefálica*: seis pares de setas labrales (**s-s-l-m-s-m/m-s-m-l-s-s**), dos pares de setas clipeales (**l-s/s-l**), un par frontales, dos pares supraoculares (anterior y posterior), un par supraantennales, dos pares de setas occipitales y un par de setas genales, además de pubescencia dispersa. Labio con un par de setas cerca de la base del diente medio, un par de setas largas cerca de la base de los epilobios, un par de setas muy cortas cerca del ápice de los epilobios y uno o dos pares de setas muy cortas cerca de la sutura posterior. Prebasilar con dos pares de setas cerca del margen anterior (el par lateral mucho más largo), un par lateral de setas muy cortas en la zona media y dos pares de setas (el par lateral mucho más largo) en la región posterior, con una distribución irregular entre individuos. **TÓRAX** (Fig. 86 A y B): Pronoto subtrapezoidal-subrectangular, más largo (0,36-0,42 mm) que ancho (0,32-0,37 mm), un poco estrechado en la parte posterior. Margen anterior recto o ligeramente curvado hacia dentro, suavemente crenulado, sin hiato medial. Margen posterior levemente curvado. Márgenes laterales con aproximadamente tres denticulos posteriores, bajos, romos e irregulares. Superficie cubierta por microrreticulación subhexagonal. Disco aplanado, con una línea media y un par de surcos laterales longitudinales leves. *Quetotaxia*: un par de setas largas en el primer tercio de los márgenes laterales, un par de setas largas en los ángulos posteriores, una hilera de aproximadamente seis pares de setas [**l-l-l-l-l-l/l-l-l-l-l-l**] paralelas al margen anterior,

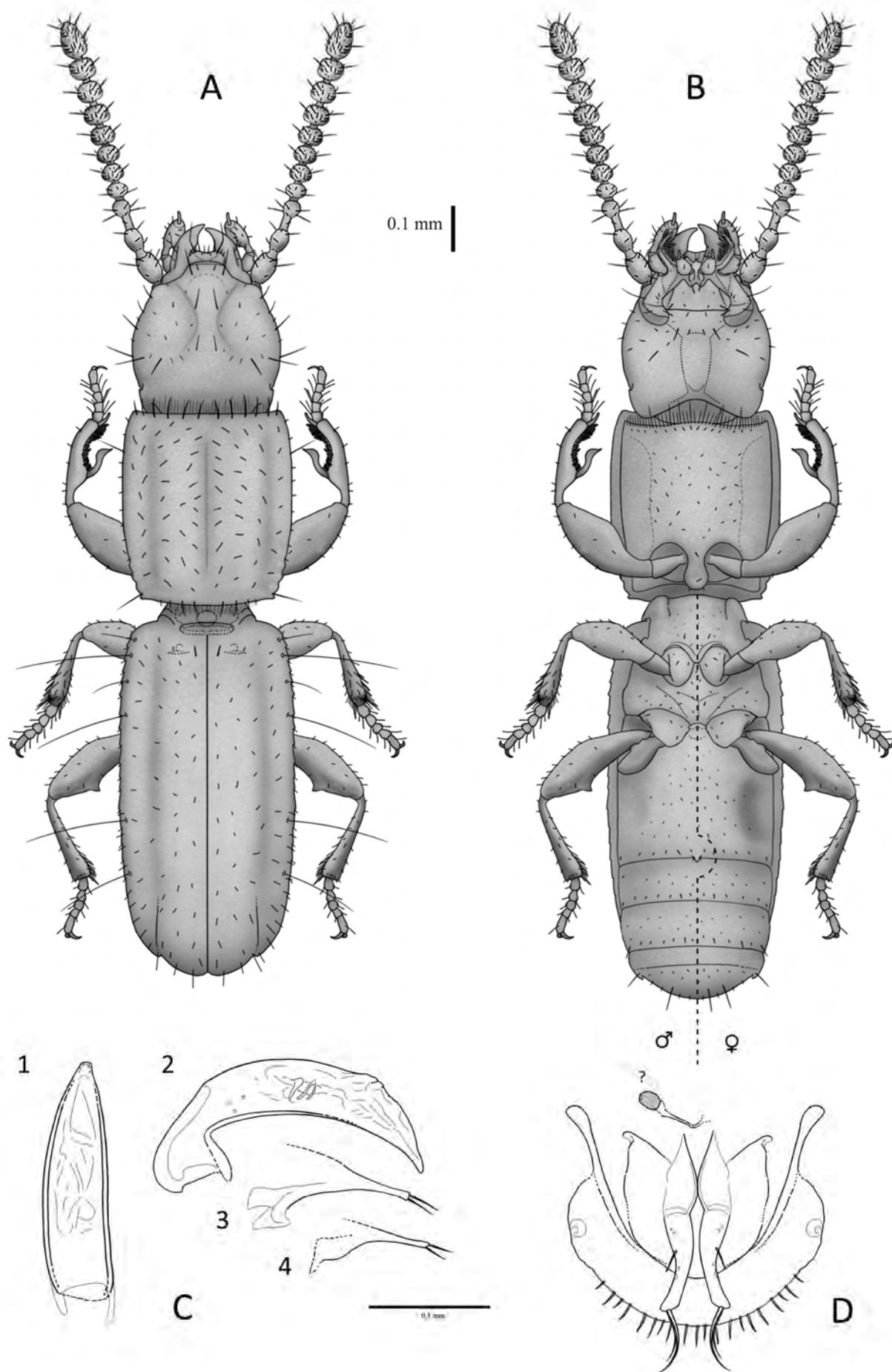


Fig. 86. *Typhlocharis navarica* Zaballos & Wrase, 1998. A.- *Habitus* dorsal. B.- *Habitus* ventral. Escala: 0.1 mm. C.- Genitalia masculina: 1) edeago en vista dorsal, 2) edeago en vista lateral, 3) parámetro derecho, 4) parámetro izquierdo. D.- Genitalia femenina. Escala: 0.1 mm.

cuatro pares de setas paralelas al margen posterior [**s-m-l-l-l-m-s**], una hilera de setas pequeñas y finas regularmente distribuidas en los márgenes anterior y posterior, una hilera de setas cortas en los márgenes laterales y aproximadamente cuatro pares de hileras longitudinales irregulares de pubescencia corta en el disco. Sutura del proepisterno visible. Apófisis prosternal redondeada. Margen anterior del prosterno con una hilera de setas largas y finas y entre seis y ocho pares de setas cortas paralelas a ella. Prosterno cubierto de pubescencia dispersa, ausente en los proepisternos. Mesoepisternos apenas hundidos (sin fosetas). Metaepisternos con un par de fosetas laterales suaves y bien definidas. **ÉLITROS** (Fig. 86 A): aproximadamente dos veces más largos (0,72-0,78 mm) que anchos (0,30-0,38 mm), subparalelos. Márgenes laterales con 17-20 dentículos muy poco marcados, progresivamente más leves hacia atrás, hasta ser prácticamente indistinguibles. Margen apical suavemente redondeado, con un par de dentículos apenas insinuados, asociados a la quilla terminal de la 7ª estría. Ángulo humeral suavemente marcado. Disco aplanado, con carenas longitudinales laterales asociadas a la 7ª estría, formando unos surcos apreciables en el margen apical. Superficie con microrreticulación subhexagonal irregular. Sin poros elitrales. Órgano transversal escutelar con margen irregular. Un par de “ojales”, ovalados, junto a la base de los élitros. *Quetotaxia*: serie umbilicada con un grupo anterior de cuatro setas y un grupo posterior de dos setas (**4+2**). Un par de setas escutelares. Sin setas discales aparentes. Cinco o seis pares de hileras longitudinales de pubescencia discal corta. Un par de setas apicales y dos pares de subapicales, de longitud media-larga. Márgenes laterales orlados con una seta corta en cada dentículo. **PATAS** (Fig. 86 B): semejantes en ambos sexos. Profémures ligeramente mazudos en ambos sexos, con el margen interno dilatado en la zona medio-distal; protibia, mesofémur y mesotibia sin caracteres especiales. Solapa metacoxal suavemente redondeada. Metatrocánteres redondeados. Metafémures con un fuerte diente en el ángulo medio del margen interno. Metatibias con la región distal suavemente dilatada. Lado interno de los fémures liso. Tarsos claramente pentámeros en todas las patas. Uñas curvadas, simples. **ABDOMEN**: (Fig. 86 B) cubierto por microrreticulación irregular. Espacio intermetacoxal ancho. Fosetas ventrales ovaladas y profundas en el primer ventrito de las hembras, leves en los machos. Último ventrito con un “cinturón” de microescultura escamosa y fina (cada escama con el borde fina e irregularmente serrado en ambos sexos), margen posterior con un par de muescas laterales y seis o siete pares de setas, con un marcado dimorfismo sexual: **l-s-s-l-s-s/s-l-s-l-s-s-l**. **GENITALIA MASCULINA** (Fig. 86 C 1-4): Edeago con lóbulo medio falciforme (longitud: 0,22 mm), robusto anguloso, lámina media suavemente curvada; más o menos recto en vista dorsal. Ápice subtriangular, estrecho y romo. Endofalo con varios escleritos cortos y delgados, formando un dibujo irregular en forma de “M”. Parámetros subtriangulares, distalmente adelgazados, con dos setas apicales de tamaño medio-largo. Esclerito anular (IX externo abdominal) subtriangular-arqueado con margen apical proyectado y romo, ligamente ladeado (modelo 4, Fig. 55). **GENITALIA FEMENINA** (Fig. 86 D): acorde al modelo general descrito por VIGNA-TAGLIANTI (1972). Gonocoxitos tubulares cortos y robustos, con seta apical doble. Seta lateral en la parte media del gonocoxito, además de varios poros. Gonosubcoxitos estrechos y apuntados. Conducto espermatecal medio-corto, se engrosa gradualmente hacia su zona distal. Espermateca ovoide (longitud 0,018 mm). Glándula espermatecal no observable en los ejemplares estudiados. Armadura genital (segmento abdominal/terguito VIII) con margen liso y redondeado, cubierto por una hilera de setas finas; proyecciones laterales de tamaño medio, finas.

***Typhlocharis bazi* Ortuño, 2000**

Typhlocharis bazi Ortuño: Ortuño, 2000: 279-281.

Typhlocharis bazi Ortuño: Lorenz, 2005: 202.

Locus Typicus: Pontón de la Oliva, Madrid, España

Material estudiado:

PARATÍPOS: 3♂♂, 1♀, Pontón de la Oliva (40° 53' N, 03° 26' O), Madrid, ESPAÑA, 02-04-1999, V.M. Ortuño leg. (CZULE), 2♀♀, mismos datos, V.M. Ortuño leg. (Coll. M. Toribio).

OTRO MATERIAL: 3♂♂ (1424374, 1424375, 1424376), Alpedrete de la Sierra (2,2 km O) (40° 54' N, 03° 25' O), Guadalajara, ESPAÑA, 29-04-2014, 936 m, S. Pérez & J.P. Zaballos leg. (Coll. C. Andújar, NHM).

Diagnosis:

Coleóptero endógeo de pequeño tamaño, anoftalmo, con cuerpo estrecho y subrectangular cubierto de tegumento microrreticulado y pubescencia dispersa. Vértex con *pars stridens*. Élitros con dentículos de los márgenes leves. Margen apical con un par de dentículos pequeños, asociados a la 7ª estria. Serie umbilicada con seis setas (4+2). Profémures con una gran proyección dentiforme. Abdomen con un par de fosetas profundas en las hembras. Edeago falciforme, con escleritos del endofalo cortos e irregulares; parámetro izquierdo largo esbelto y característicamente sinuoso. Genitalia femenina con gonocoxitos tubulares, con seta lateral; espermateca subesférica-irregular, pequeña (Fig. 87).

Descripción:

Longitud 1,14-1,16 mm (machos), 1,18-1,24 mm (hembras). Insecto anoftalmo, despigmentado, de color amarillo pálido a marrón. Tegumento pubescente y microrreticulado (Fig. 87). **CABEZA** (Fig. 87 A y B): más ancha (0,24-0,26 mm) que larga (0,20-0,24 mm), con superficie microrreticulada (patrón subhexagonal). Órgano estridulador (*pars stridens*) en la región del vértex, en ambos sexos. Depresión semilunar posterolateral en ambos lados de la cápsula cefálica. Labro subrectangular, ángulos laterales suavemente redondeados, con una zona triangular central más esclerotizada. Clípeo con el margen anterior recto. Antenas moniliformes, con 11 antenómeros muy subcuadrados (**morfo 1**), el último piriforme. Pedúnculo del tercer antenómero no alargado. *Sensilla coeloconica* (**sc**) en el último antenómero distribuidas en un patrón de dos **sc** anterodorsales y una posterodorsal. Una **sc** ventral en los antenómeros 5º y 6º. Mandíbula derecha con uno o dos dientes terebrales. Mandíbula izquierda sin dientes. Labio sin características especiales, con un diente medio romo. Lígula con lóbulo medio curvado o triangular, bajo, y paraglosas medio-cortas. Gula de tipo ancho, casi dos veces más larga que ancha. *Quetotaxia cefálica*: seis pares de setas labrales (**s-s-l-m-s-m/m-s-m-l-s-s**), dos pares de clipeales (**l-s/s-l**), un par frontales, dos pares supraoculares (anterior y posterior), un par supraantennales, dos pares de occipitales y un par de genales, además de pubescencia. Labio con un par de setas cerca de la base del diente medio, un par de setas largas cerca de la base de los epilobios, un par de setas muy cortas cerca del ápice de los epilobios y un par de setas muy cortas cerca de la sutura posterior. Prebasilar con dos pares de setas cerca del margen anterior (el par lateral mucho más largo) y dos pares de setas (el par lateral mucho más largo) en la región posterior, con una distribución afectada por variabilidad individual. **TÓRAX** (Fig. 87 A y B): Pronoto subtrapezoidal, de aspecto bastante ancho (longitud: 0,30-0,34 mm, anchura: 0,29-0,32 mm), apenas estrechado en la parte posterior. Margen anterior recto, levemente crenulado, con hiato medial (estrecho, aproximadamente tan ancho o menos que dos espacios entre las setas adyacentes). Margen posterior levemente curvado o sinuoso. Márgenes laterales con dos o tres dentículos posteriores, romos e irregulares, el ángulo posterior es muy prominente. Superficie cubierta por microrreticulación subhexagonal. Disco aplanado, con una línea media y un par de surcos laterales longitudinales leves. *Quetotaxia*: un par de setas largas en el primer tercio de los márgenes laterales, un par de setas largas en los ángulos posteriores, una hilera de cinco o seis pares de setas [**l-(l)-l-l-l-l/l-l-l-l-(l)-l**] paralelas al margen anterior, tres pares de setas paralelas al margen posterior [**l-l-l/l-l-l**], una hilera de setas pequeñas y finas

regularmente distribuidas en los márgenes anterior y posterior, una hilera de setas cortas en los márgenes laterales y cuatro pares de hileras longitudinales de pubescencia corta en el disco. Sutura del proepisterno visible. Apófisis prosternal redondeada. Margen anterior del prosterno con una hilera de setas largas y finas y entre seis y ocho pares de setas cortas paralelas a ella. Prosterno cubierto de pubescencia dispersa, ausente en los proepisternos. Mesoepisternos apenas hundidos. Metaepisternos con fosetas laterales suaves, marcadas en ambos sexos. **ÉLITROS** (Fig. 87 A): casi dos veces más largos (0,63-0,66 mm) que anchos (0,29-0,35 mm), subparalelos. Entre 20 y 22 dentículos en los márgenes laterales, leves, progresivamente más tenues hasta ser casi imperceptibles en la zona posterior. Margen apical suavemente redondeado, con un par de dentículos, muy pequeños, asociado a la 7ª estría. Ángulo humeral suavemente marcado. Disco aplanado, con carenas longitudinales laterales asociadas a la 7ª estría, formando unos surcos apreciables en el margen apical. Superficie con microrreticulación subhexagonal irregular. Poros elitrales pequeños y poco notorios, dispersos en disco y 7ª estría. Órgano transversal escutelar con margen suavemente arqueado hacia la zona anterior. Un par de “ojales” atrofiados e irregulares junto a la base de los élitros. *Quetotaxia*: serie umbilicada con un grupo anterior de cuatro setas y un grupo posterior de dos setas (4+2). Un par de setas escutelares. Sin setas discales verdaderas, pero con cuatro o cinco pares de “pseudodiscales” (setas destacadas del resto de la pubescencia). Cinco o seis pares de hileras longitudinales de pubescencia discal corta e irregular, la tercera hilera presenta setas de distinta longitud. Setas apicales muy cortas; un par de subapicales largas. Márgenes laterales orlados con una seta corta en cada dentículo. **PATAS** (Fig. 87 B): semejantes en ambos sexos. Profémures con una fuerte proyección dentiforme en el margen interno. Protibia, mesofémur y mesotibia sin caracteres especiales. Solapa metacoxal suavemente redondeada. Metatrocánteres redondeados. Metafémures suavemente angulosos. Metatibias robustas, con la región distal ligeramente dilatada. Ambos sexos con una seta perpendicular muy corta en la zona distal del margen interno en mesotibias y metatibias. Lado interno de los fémures con superficie rugosa, irregular. Tarsos pentámeros en todas las patas. Uñas curvadas, simples. **ABDOMEN** (Fig. 87 B): cubierto por microrreticulación irregular. Espacio intermetacoxal ancho. Hembras con un par de fosetas ventrales profundas en el primer ventrito, ausentes en machos. Último ventrito con un “cinturón” de microescultura escamosa y fina (cada escama con el borde fina e irregularmente serrado en ambos sexos), margen posterior con un par de muescas laterales y seis o siete pares de setas, con un marcado dimorfismo sexual: **1-s-s-1-s-s/s-1-s-1-s-s-1**. **GENITALIA MASCULINA** (Fig. 87 C 1-4): Edeago con lóbulo medio falciforme (longitud: 0,20 mm); más o menos recto en vista dorsal. Ápice subtriangular, corto y romo. Endofalo con escleritos cortos e irregulares. Parámero derecho subtriangular; parámero izquierdo alargado, esbelto y sinuosamente curvado; ambos con dos setas apicales de tamaño medio. Esclerito anular (IX externo abdominal) subtriangular-arqueado con margen apical triangular, suavemente proyectado y romo, ligeramente ladeado (modelo 1, Fig. 55). **GENITALIA FEMENINA** (Fig. 87 D): acorde al modelo descrito por VIGNA-TAGLIANTI (1972). Gonocoxitos tubulares robustos, con seta apical doble. Seta lateral en la zona distal del gonocoxito, además de poros dispersos. Gonosubcoxitos suavemente apuntados, rematados por una proyección fina, “vermiforme”. Conducto espermatecal de longitud media, dividido en dos regiones: una proximal, fina (0,004 mm de diámetro) y una distal, gruesa (0,011 mm de diámetro). Espermateca subesférica irregular, pequeña (longitud 0,012 mm). Glándula espermatecal tubular-cónica (longitud: 0,017 mm), distalmente esclerotizada. Armadura genital (segmento abdominal/terguito VIII) con margen liso y redondeado, cubierto por una hilera de setas finas; proyecciones laterales de tamaño medio, esbeltas.

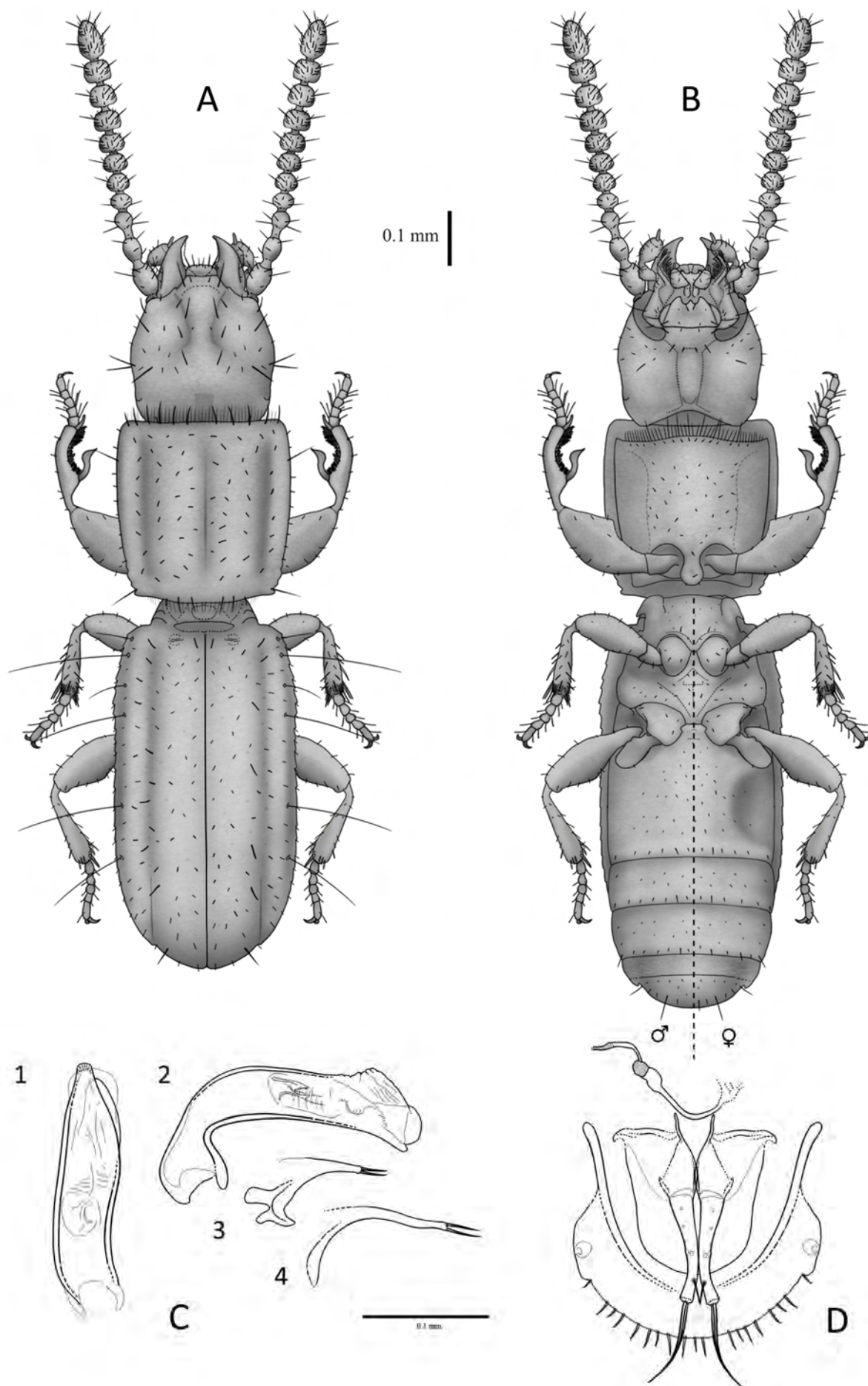


Fig. 87. *Typhlocharis bazi* Ortuño, 2000. A.- *Habitus* dorsal. B.- *Habitus* ventral. Escala: 0.1 mm. C.- Genitalia masculina: 1) edeago en vista dorsal, 2) edeago en vista lateral, 3) parámetro derecho, 4) parámetro izquierdo. D.- Genitalia femenina. Escala: 0.1 mm.

***Typhlocharis fancelloei* Magrini, 2000**

Typhlocharis fancelloei Magrini: Magrini, 2000: 3-5.

Typhlocharis fancelloei Magrini: Lorenz, 2005: 202.

Locus Typicus: Sierra Almagrera, Almería, España

Material estudiado:

PARATIPOS: 1♂, 1♀, N-332, Sierra Almagrera, Almería, ESPAÑA, 30-11-1998, 150 m, L. Fancello leg. (Coll. J.P. Zaballo, UCM).

Diagnosis:

Coleóptero endógeo de pequeño tamaño, anoftalmo, con cuerpo estrecho y subrectangular cubierto de tegumento microrreticulado y pubescencia dispersa. Vértex con *pars stridens* muy desarrollado. Élitros con dentículos de los márgenes fuertes, serrados. Margen apical sin dentículos. Poros grandes y definidos. Serie umbilicada con ocho setas (4+4), tres pares de setas discales. Patas esbeltas. Edeago falciforme, muy largo, con escleritos del endofalo en forma de varilla larga. Genitalia femenina con gonocoxitos tubulares, sin seta lateral; espermoteca en forma de “cacahuete” (Fig. 88).

Descripción:

Longitud 1,98 mm (machos), 2,09 mm (hembras). Insecto anoftalmo, despigmentado, de color amarillo pálido a marrón. Tegumento pubescente y microrreticulado (Fig. 88). **CABEZA** (Fig. 88 A y B): más ancha (0,40-0,41 mm) que larga (0,31-0,34 mm), con superficie microrreticulada (patrón subhexagonal). Órgano estridulador (*pars stridens*) muy desarrollado, en la región del vértex de ambos sexos. Depresión semilunar posterolateral en ambos lados de la cápsula cefálica. Labro subrectangular, con una zona triangular central más esclerotizada. Clípeo con el margen anterior levemente curvado. Antenas moniliformes, con 11 antenómeros ovoides (**morfo 1**), el último piriforme. Pedúnculo del tercer antenómero corto. *Sensilla coeloconica* (**sc**) en el último antenómero arracimadas en un grupo de cinco **sc** en la zona media dorsal. Una **sc** ventral en los antenómeros 5º y 6º. Mandíbula derecha sin dientes terebrales (visto en el macho estudiado) o con un pequeño diente (visto en la hembra estudiada). Mandíbula izquierda sin dientes, ambas mandíbulas con un borde interno suave y continuado. Labio sin características especiales, con un diente medio romo. Lígula con lóbulo medio muy bajo, paraglosas cortas. Gula de tipo ancho, aproximadamente dos veces más larga que ancha. *Quetotaxia cefálica*: seis pares de setas labrales (**s-s-l-m-s-m/m-s-m-l-s-s**), dos pares de setas clipeales (**l-s/s-l**), un par frontales, dos pares supraoculares (anterior y posterior), un par supraantennales, dos pares de setas occipitales y un par de setas genales, además de pubescencia dispersa. Labio con un par de setas cerca de la base del diente medio, un par de setas largas cerca de la base de los epilobios, dos o tres pares de setas muy cortas cerca del ápice de los epilobios y un par de setas muy cortas cerca de la sutura posterior. Prebasilar con tres pares de setas cerca del margen anterior (el par lateral mucho más largo), un par lateral de setas muy cortas en la zona media y dos pares de setas (el par lateral mucho más largo) en la región posterior, con una distribución irregular en distintos individuos. **TÓRAX** (Fig. 88 A y B): Pronoto subcuadrado, más largo (0,53-0,60 mm) que ancho (0,48-0,51 mm), apenas estrechado en la parte posterior. Margen anterior recto con crenulación patente y un hiato medial estrecho (aproximadamente tan ancho como dos espacios entre las setas adyacentes). Margen posterior sinuoso. Márgenes laterales suavemente arqueados, con dos o tres dentículos posteriores, bajos y romos, separados del ángulo posterior por una muesca muy característica. Superficie cubierta por microrreticulación subhexagonal. Disco aplanado, con una línea media y un par de surcos laterales longitudinales leves. *Quetotaxia*: un par de setas largas en el primer tercio de los márgenes laterales, un par de setas largas en los ángulos posteriores, una hilera de aproximadamente cuatro pares de setas [**l-l-l-l/l-l-l-l**] paralelas al margen anterior, dos o

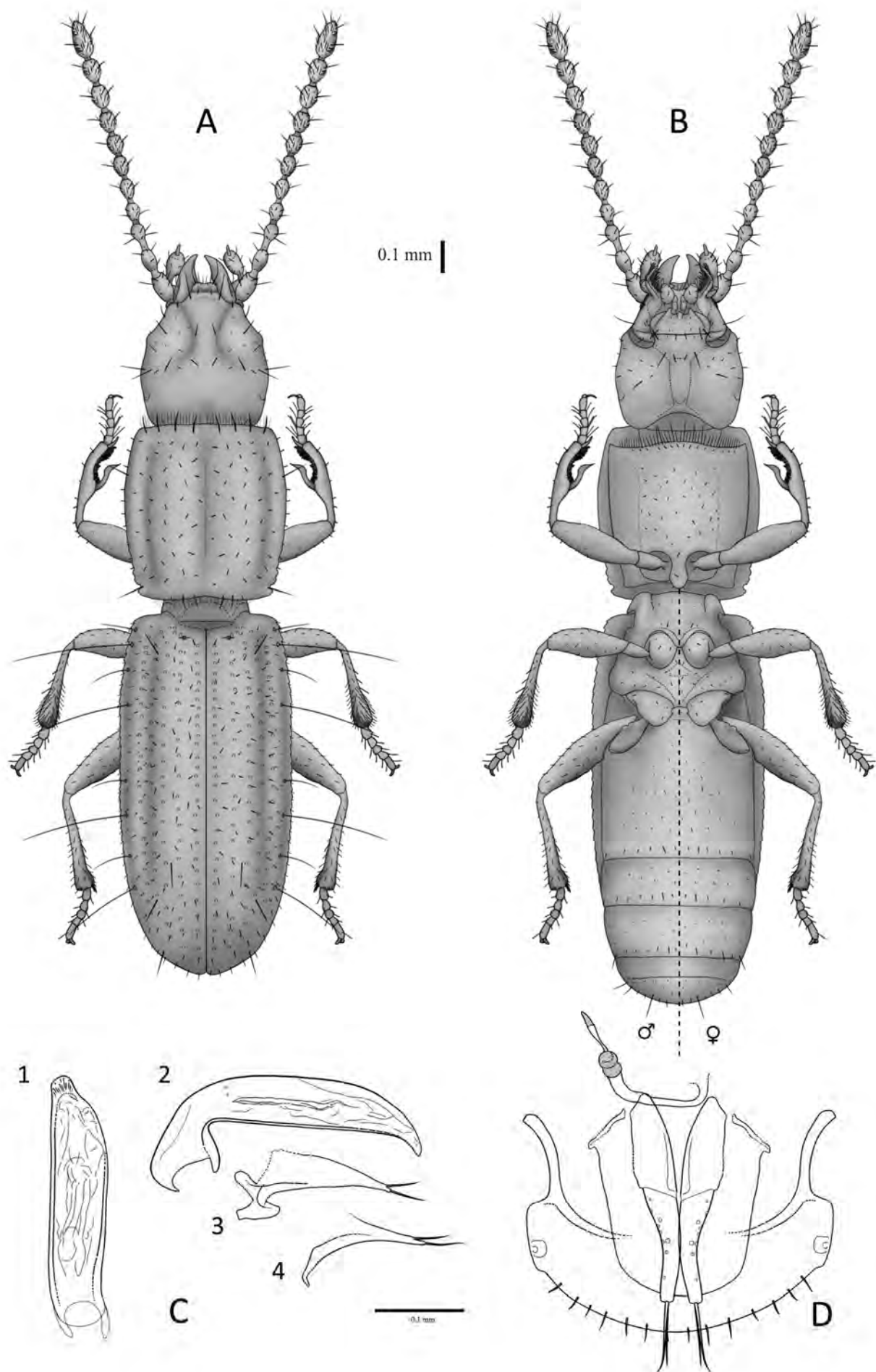


Fig. 88. *Typhlocharis fancelloi* Magrini, 2000. A.- *Habitus* dorsal. B.- *Habitus* ventral. Escala: 0.1 mm. C.- Genitalia masculina: 1) eedeago en vista dorsal, 2) eedeago en vista lateral, 3) parámero derecho, 4) parámero izquierdo. D.- Genitalia femenina. Escala: 0.1 mm.

tres pares de setas paralelas al margen posterior [(s)-m-l/l-m-(s)], una hilera de setas pequeñas y finas regularmente distribuidas en los márgenes anterior y posterior, una hilera de setas cortas en los márgenes laterales y unos cinco pares de hileras longitudinales muy irregulares de pubescencia corta en el disco. Sutura del proepisterno visible. Apófisis prosternal con lados suavemente angulosos, casi romboidal. Margen anterior del prosterno con una hilera de setas largas y finas y entre seis y ocho pares de setas cortas paralelas a ella. Prosterno cubierto de pubescencia dispersa, ausente en los proepisternos. Mesoepisternos apenas hundidos. Metaepisternos con fosetas laterales, muy suaves en los machos, bien marcadas en las hembras. **ÉLITROS** (Fig. 88 A): aproximadamente dos veces más largos (1,11-1,18 mm) que anchos (0,53-0,57 mm), subparalelos. Márgenes laterales con 28-31 denticulos fuertemente marcados, dando aspecto de sierra, algo más leves en el último tercio de la longitud del margen. Margen apical suavemente redondeado. Ángulo humeral suavemente marcado. Disco aplanado, con carenas longitudinales laterales asociadas a la 7ª estría, no llegan hasta el margen apical. Superficie con microrreticulación subhexagonal irregular. Poros elitrales grandes, muy intensamente marcados, en región escutelar, sutura media, disco y 7ª estría. Órgano transversal escutelar con margen recto. Un par de “ojales” tipo ranura, junto a la base de los élitros. *Quetotaxia*: serie umbilicada con grupo anterior y posterior de cuatro setas (**4+4**). Par de setas escutelares no destacado de la pubescencia circundante. Tres pares de setas disciales: un par anterior y dos posteriores. Cinco o seis pares de hileras longitudinales muy irregulares de pubescencia discal corta. Setas apicales cortas; dos pares de subapicales, largas. Márgenes laterales orlados con una seta corta en cada denticulo. **PATAS** (Fig. 88 B): semejantes en ambos sexos. Profémur, protibia, mesofémur y mesotibia sin caracteres especiales. Solapa metacoxal suavemente redondeada. Metatrocánteres redondeados. Metafémures con el margen interno muy anguloso. Metatibias muy largas y esbeltas, con la región distal apenas dilatada. Lado interno de los fémures cubierto de pequeñas protuberancias o tubérculos muy patentes. Tarsos claramente pentámeros en todas las patas. Uñas curvadas, simples, cortas y romas. **ABDOMEN** (Fig. 88 B): cubierto por microrreticulación irregular. Espacio intermetacoxal ligeramente ensanchado. Sin fosetas ventrales. Último ventrito con un “cinturón” definido, pero su microescultura no difiere en forma y tamaño de la del resto del ventrito; margen posterior sin muescas laterales y con un patrón de seis o siete pares de setas, sin dimorfismo sexual significativo: **l-m-s-s-l-s-s-l-s-s-m-m**. **GENITALIA MASCULINA** (Fig. 88 C 1-4): el lóbulo medio del edeago es de tipo falciforme, pero muy largo (longitud: 0,30 mm). Lámina basal recta; desviado a la derecha (orientado anatómicamente) en vista dorsal. Ápice subtriangular, corto y romo. Endofalo con escleritos en forma de varilla, muy alargada. Parámetros subtriangulares, con dos setas apicales de tamaño medio-largo, con puntos de inserción separados. Sin datos del esclerito anular (IX esterno abdominal). **GENITALIA FEMENINA** (Fig. 88 D): acorde al modelo general descrito por VIGNA-TAGLIANTI (1972). Gonocoxitos tubulares robustos, con seta apical doble. Sin setas laterales, pero con poros dispersos. Gonosubcoxitos subovoides, alargados, distalmente romos y redondeados. Conducto espermatecal medio-largo, dividido en dos tramos, poco diferenciados: uno proximal, fino (0,008 mm de diámetro) y uno distal, grueso (0,014 mm de diámetro). Espermateca redondeada con adelgazamiento en la zona media, forma “de cacahuete” (longitud 0,031 mm). Glándula espermatecal tubular-cónica (longitud: 0,021 mm), distalmente esclerotizada. Armadura genital (segmento abdominal/terguito VIII) con margen liso y redondeado, cubierto por una hilera de setas finas; proyecciones laterales cortas y finas.

***Typhlocharis laurentii* Magrini, 2000**

Typhlocharis laurentii Magrini: Magrini, 2000: 5-8.

Typhlocharis laurentii Magrini: Lorenz, 2005: 202.

Locus Typicus: Sierra Almagrera, Almería, España

Material estudiado:

PARATIPOS: 1♂, 1♀, N-332, Sierra Almagrera, Almería, ESPAÑA, 30-11-1998, 150 m, L. Fancello leg. (Coll. J.P. Zaballos, UCM); 1♂, mismos datos (MNHG).

Diagnosis:

Coleóptero endógeo de pequeño tamaño, anoftalmo, con cuerpo estrecho y subrectangular cubierto de tegumento microrreticulado y pubescencia dispersa. Vértex con *pars stridens*. Élitros con un par de denticulos en el margen apical, asociados a la sutura. Serie umbilicada con seis setas (4+2). Edeago falciforme, con escleritos del endofalo en forma de varillas irregulares. Genitalia femenina con gonocoxitos tubulares; spermateca ovoide (Fig. 89).

Descripción:

Longitud 1,43-1,46 mm (machos), 1,34 mm (hembras). Insecto anoftalmo, despigmentado, de color amarillo pálido a marrón. Tegumento pubescente y microrreticulado (Fig. 89). **CABEZA** (Fig. 89 A y B): más ancha (0,30-0,32 mm) que larga (0,23-0,26 mm), con superficie microrreticulada (patrón subhexagonal). Órgano estridulador (*pars stridens*) en la región del vértex, en ambos sexos. Depresión semilunar posterolateral en ambos lados de la cápsula cefálica. Labro levemente escotado, con una zona triangular central más esclerotizada. Clípeo con el margen anterior recto. Antenas moniliformes, con 11 antenómeros subesféricos (**morfo 1**), el último piriforme. Pedúnculo del tercer antenómero no alargado. *Sensilla coeloconica* (**sc**) en el último antenómero distribuidas en un patrón de tres **sc** anterodorsales y una posterodorsal. Una **sc** ventral en los antenómeros 5º y 6º. Mandíbulas sin dientes terebrales, con un reborde suave, ligeramente proyectado en solapa en la mandíbula derecha. Labio sin características especiales, con un diente medio romo. Lígula con lóbulo medio curvado y paraglosas largas. Gula de tipo ancho, aproximadamente dos veces más larga que ancha. *Quetotaxia cefálica*: cinco pares de setas labrales (**s-l-m-s-m/m-s-m-l-s**), dos pares de setas clipeales (**l-s/s-l**), un par frontales, dos pares supraoculares (anterior y posterior), un par supraantenas, dos pares de setas occipitales y un par de setas genales, además de pubescencia dispersa. Labio con un par de setas cerca de la base del diente medio, un par de setas largas cerca de la base de los epilobios, un par de setas muy cortas cerca del ápice de los epilobios y dos pares de setas muy cortas cerca de la sutura posterior. Prebasilar con dos pares de setas cerca del margen anterior (el par lateral mucho más largo), un par lateral de setas muy cortas en la zona media y dos pares de setas (el par lateral mucho más largo) en la región posterior, con una distribución muy irregular y variable entre distintos individuos. **TÓRAX** (Fig. 89 A y B): Pronoto subcuadrado, más largo (0,37-0,43 mm) que ancho (0,32-0,39 mm), algo estrechado en la parte posterior. Margen anterior recto o levemente sinuoso, apenas crenulado, con hiato medial estrecho (aproximadamente tan ancho como dos espacios entre las setas adyacentes). Margen posterior sinuoso. Márgenes laterales con dos o tres denticulos posteriores, bien marcados, anchos, romos e irregulares. Superficie cubierta por microrreticulación subhexagonal. Disco aplanado, con una línea media y un par de surcos laterales longitudinales leves. *Quetotaxia*: un par de setas largas en el primer tercio de los márgenes laterales, un par de setas largas en los ángulos posteriores, una hilera de aproximadamente seis pares de setas [**l-l-l-l-l-l/l-l-l-l-l-l**] paralelas al margen anterior, cuatro pares de setas paralelas al margen posterior [**s-s-l-l/l-l-s-s**], una hilera de setas pequeñas y finas regularmente distribuidas en los márgenes anterior y posterior, una hilera de setas cortas en los márgenes laterales y aproximadamente cinco pares de hileras longitudinales irregulares de pubescencia corta en el disco. Sutura

del proepisterno visible. Apófisis prosternal redondeada. Margen anterior del prosterno con una hilera de setas largas y finas y entre seis y ocho pares de setas cortas paralelas a ella. Prosterno cubierto de pubescencia dispersa, ausente en los proepisternos. Mesoepisternos apenas hundidos. Metaepisternos con un par de fosetas laterales moderadamente marcadas en ambos sexos. **ÉLITROS** (Fig. 89 A): aproximadamente dos veces más largos (0,74-0,78 mm) que anchos (0,34-0,40 mm), subparalelos. Márgenes laterales con 20-22 dentículos bien definidos, nítidos y similares en toda la longitud del margen. Margen apical suavemente redondeado o levemente sinuoso, con un par de dentículos asociados a la sutura media; pueden aparecer una serie de rugosidades escamosas o “microdentículos”. Ángulo humeral suavemente marcado. Disco aplanado, con carenas longitudinales laterales asociadas a la 7ª estría, sin alcanzar la zona apical. Superficie con microrreticulación subhexagonal irregular. Poros elitrales apenas visibles. Órgano transversal escutelar con margen recto. Un par de “ojales” ovales, junto a la base de los élitros. *Quetotaxia*: serie umbilicada con un grupo anterior de cuatro setas y un grupo posterior de dos setas (**4+2**). Un par de setas escutelares. Sin setas discales. Cinco o seis pares de hileras longitudinales de pubescencia discal corta. Orla apical de setas cortas. Márgenes laterales orlados con una seta corta en cada dentículo. **PATAS** (Fig. 89 B): similares en ambos sexos. Profémur, protibia y mesotibia sin caracteres especiales. Mesofemures levemente mazudos, suavemente dilatados en la zona distal. Solapa metacoxal suavemente redondeada. Metatrocánteres redondeados. Metafémures sin caracteres especiales o levemente angulosos. Metatibias con la región distal fuertemente dilatada. Lado interno de los profémures liso, rugoso o escamoso en meso- y metafémures. Tarsos claramente pentámeros en todas las patas. Uñas curvadas, simples. **ABDOMEN** (Fig. 89 B): cubierto por microrreticulación irregular. Espacio intermetacoxal no ensanchado. Sin fosetas ventrales. Último ventrito con un “cinturón” de microescultura escamosa y fina (cada escama con el borde fina e irregularmente serrado en ambos sexos), margen posterior sin muescas laterales y con seis o siete pares de setas, sin dimorfismo sexual significativo: **l-s-s-l-s-s/s-s-l-s-s(s)-l**. **GENITALIA MASCULINA** (Fig. 89 C 1-4): Edeago con lóbulo medio falciforme (longitud: 0,21 mm); desviado a la derecha (orientado anatómicamente) en vista dorsal. Ápice subtriangular, corto y romo. Endofalo con escleritos irregulares, robustos, formando un conjunto de varillas complejo, con proyecciones laterales y dorsales curvadas. Parámetros subtriangulares, con dos setas apicales de tamaño medio. Esclerito anular (IX esterno abdominal) subtriangular-arqueado con margen apical proyectado, subrectangular y romo (modelo 2, Fig. 55). **GENITALIA FEMENINA** (Fig. 89 D): según el modelo general descrito por VIGNA-TAGLIANTI (1972). Gonocoxitos tubulares robustos, con seta apical doble. Sin setas laterales, pero con poros dispersos. Gonosubcoxitos romos, redondeados. Conducto espermatecal de longitud media, fino, se ensancha gradualmente en la zona distal, no se distingue distinción abrupta entre tramos. Espermateca ovoide (longitud 0,025 mm). Glándula espermatecal cónica (longitud: 0,028 mm), distalmente esclerotizada. Armadura genital (segmento abdominal/terguito VIII) con margen liso y redondeado, cubierto por una hilera de setas finas; proyecciones laterales de longitud media-largas, finas.

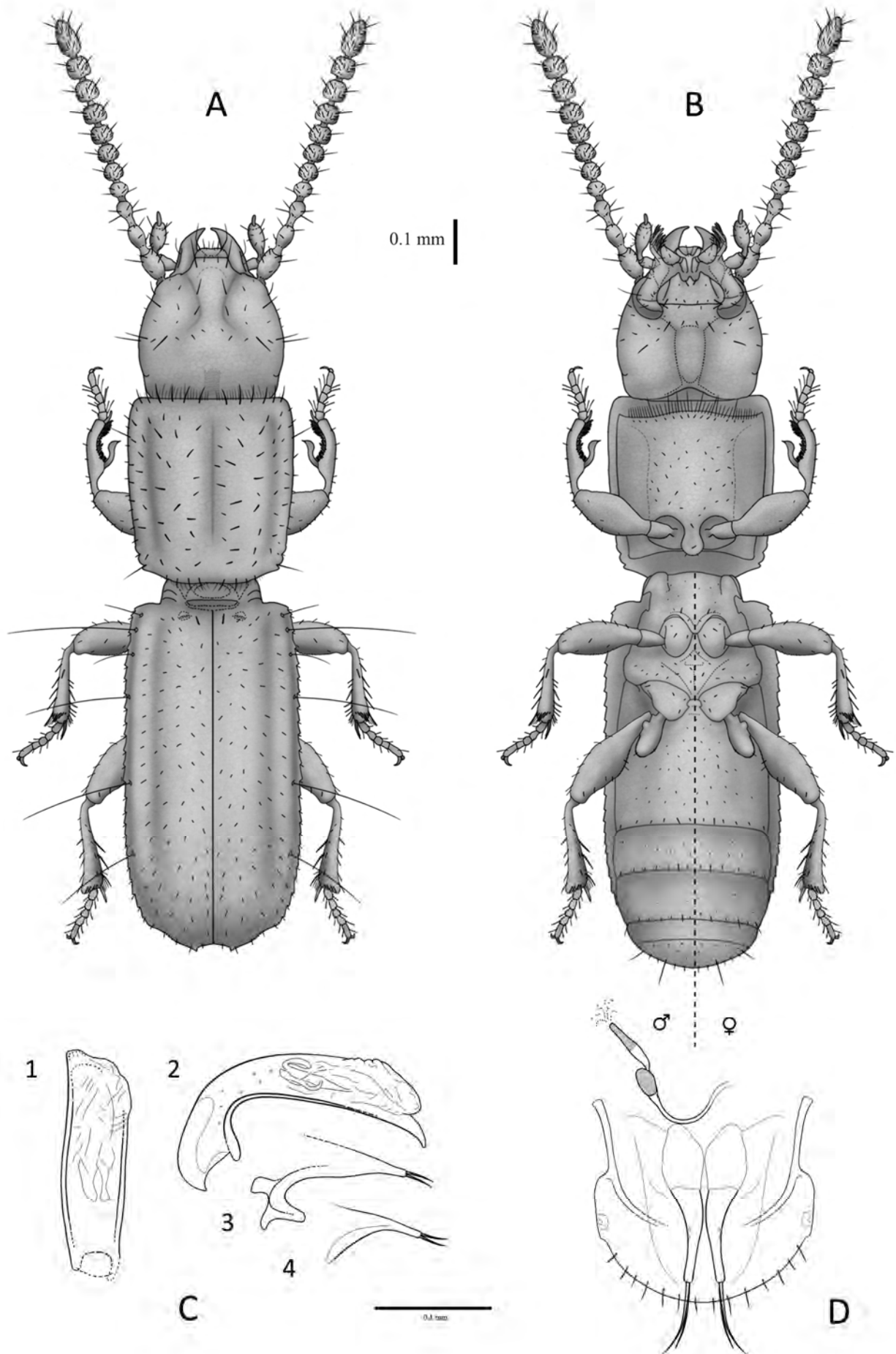


Fig. 89. *Typhlocharis laurentii* Magrini, 2000. A.- *Habitus* dorsal. B.- *Habitus* ventral. Escala: 0.1 mm. C.- Genitalia masculina: 1) eedeago en vista dorsal, 2) eedeago en vista lateral, 3) parámtero derecho, 4) parámtero izquierdo. D.- Genitalia femenina. Escala: 0.1 mm.

***Typhlocharis singularis* Serrano & Aguiar, 2000**

Typhlocharis singularis Serrano & Aguiar: Serrano & Aguiar, 2000: 150-153.

Typhlocharis singularis Serrano & Aguiar: Serrano & Aguiar, 2002: 190-193.

Typhlocharis singularis Serrano & Aguiar: Lorenz, 2005: 203.

Typhlocharis singularis Serrano & Aguiar: Aguiar & Serrano, 2013: 55.

Locus Typicus: Montemor-o-Novo, Portugal

Material estudiado:

2♂♂, 1♀, Monte Trigo (Ribª do Loureiro) (38° 22' N, 07° 43' O), PORTUGAL, 20-11-2000, A.R. Serrano leg. (Coll. J.P. Zaballos, UCM).

Diagnosis:

Coleóptero endógeo de pequeño tamaño, anoftalmo, con cuerpo estrecho y subrectangular cubierto de tegumento microrreticulado y pubescencia dispersa. Vértex con *pars stridens*. Élitros con un par de dentículos en el margen apical, asociados a la sutura media. Órgano transversal escutelar con una proyección espiniforme del margen posterior. Serie umbilicada con cinco (4+1) o seis setas (4+2). Metatibias muy dilatadas distalmente. Edeago falciforme, con escleritos del endofalo en forma de varilla, formando un dibujo irregular. Genitalia femenina con gonocoxitos tubulares, sin seta lateral; espermateca ovoide-subesférica (Fig. 90).

Descripción:

Longitud 1,17-1,18 mm (machos), 1,2 mm (hembras). Insecto anoftalmo, despigmentado, de color amarillo pálido a marrón. Tegumento pubescente y microrreticulado (Fig. 90). **CABEZA** (Fig. 90 A y B): más ancha (0,25-0,26 mm) que larga (0,20-0,21 mm), con superficie microrreticulada (patrón subhexagonal). Órgano estridulador (*pars stridens*) en la zona del vértex, en ambos sexos. Depresión semilunar posterolateral en ambos lados de la cápsula cefálica. Labro redondeado, casi semicircular, con una zona triangular central más esclerotizada. Clípeo con el margen anterior recto. Antenas moniliformes, con 11 antenómeros muy subcuadrados, casi lobulados (**morfo 1**), el último piriforme. Pedúnculo del tercer antenómero no alargado. *Sensilla coeloconica* (**sc**) en el último antenómero distribuidas en un patrón de tres **sc** anterodorsales y una posterodorsal o bien cuatro en hilera. Una **sc** ventral en los antenómeros 5º y 6º. Mandíbula derecha con un diente terebral fuerte. Mandíbula izquierda sin dientes, con un reborde suave. Labio sin características especiales, con un diente medio romo. Lígula con lóbulo medio curvado, paraglosas largas. Gula de tipo ancho, aproximadamente dos veces más larga que ancha. *Quetotaxia cefálica*: seis pares de setas labrales (**s-s-l-m-s-m/m-s-m-l-s-s**), dos pares de setas clipeales (**l-s/s-l**), un par frontales, dos pares supraoculares (anterior y posterior), un par supraantennales, dos pares de setas occipitales y un par de setas genales, además de pubescencia dispersa. Labio con un par de setas cerca de la base del diente medio, un par de setas largas cerca de la base de los epilobios, un par de setas muy cortas cerca del ápice de los epilobios y uno o dos pares de setas muy cortas cerca de la sutura posterior. Prebasilar con un par de setas laterales cerca del margen anterior, un par lateral de setas muy cortas en la zona media y dos pares de setas (el par lateral mucho más largo) en la región posterior, con una distribución irregular en distintos individuos. **TÓRAX** (Fig. 90 A y B): Pronoto subcuadrado, poco más largo (0,34-0,35 mm) que ancho (0,30-0,31 mm), un poco estrechado en la parte posterior. Margen anterior recto o levemente curvado hacia dentro, suavemente crenulado, con hiato medial (aproximadamente tan ancho como dos espacios entre las setas adyacentes). Margen posterior levemente sinuoso. Márgenes laterales con dos o tres dentículos posteriores, bajos, romos e irregulares. Superficie cubierta por microrreticulación subhexagonal. Disco aplanado, con una línea media y un par de surcos laterales longitudinales leves. *Quetotaxia*: un par de setas largas en el primer tercio de los márgenes laterales, un par de setas largas en los ángulos posteriores, una hilera de cinco o seis pares de setas [**l-(l)-l-l-l-l/l-l-l-l-(l)-l**] paralelas al margen anterior, dos o tres pares de setas paralelas al margen posterior [(**s**)-**l-l-l-l-(s)**], una hilera de setas

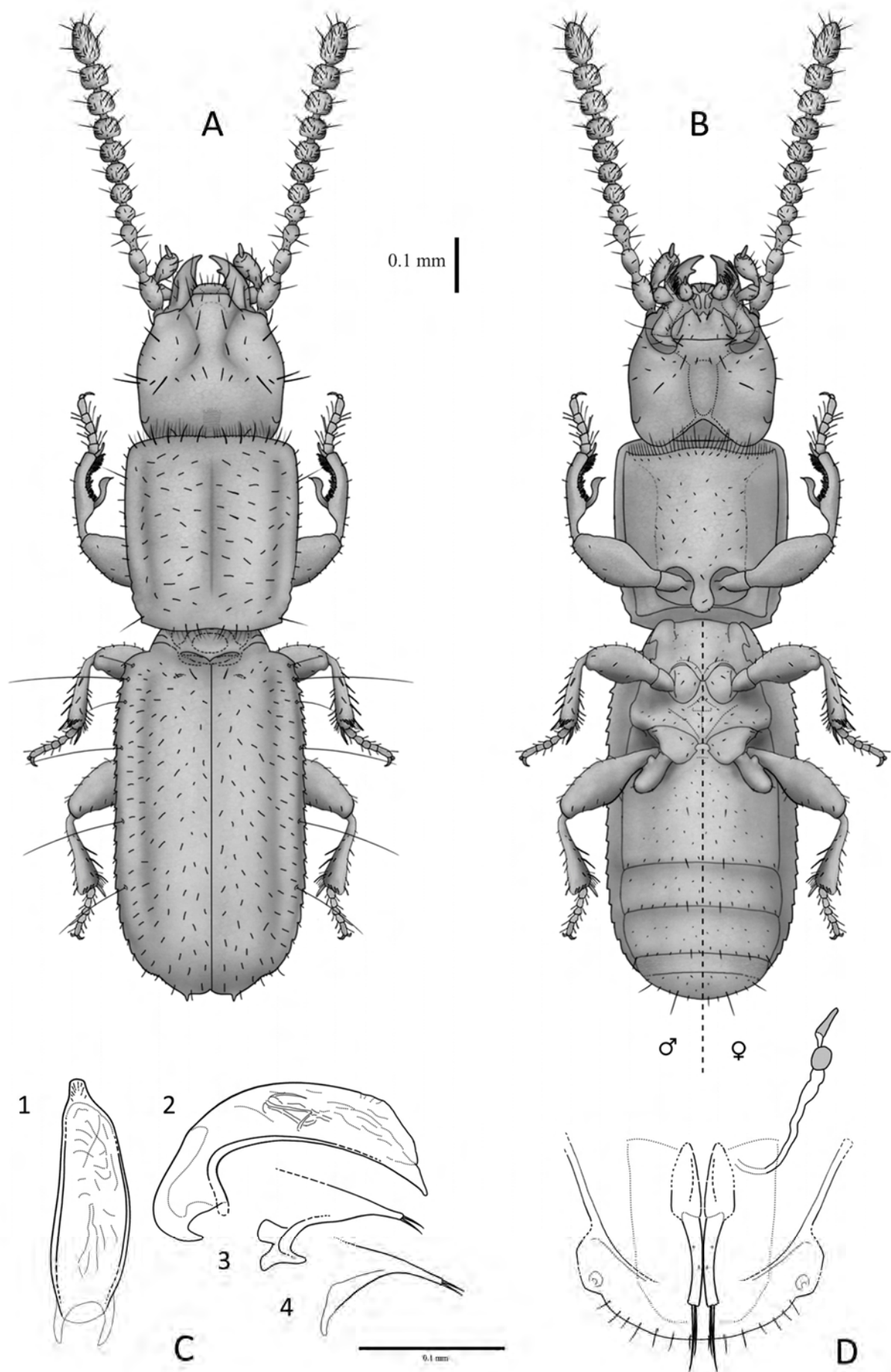


Fig. 90. *Typhlocharis singularis* Serrano & Aguiar, 2000. A.- *Habitus* dorsal. B.- *Habitus* ventral. Escala: 0.1 mm. C.- Genitalia masculina: 1) edeago en vista dorsal, 2) edeago en vista lateral, 3) parámetro derecho, 4) parámetro izquierdo. D.- Genitalia femenina. Escala: 0.1 mm.

pequeñas y finas regularmente distribuidas en los márgenes anterior y posterior, una hilera de setas cortas en los márgenes laterales y cuatro o cinco pares de hileras longitudinales irregulares de pubescencia corta en el disco. Sutura del proepisterno visible. Apófisis prosternal redondeada. Margen anterior del prosterno con una hilera de setas largas y finas y entre seis y ocho pares de setas cortas paralelas a ella. Prosterno cubierto de pubescencia dispersa, ausente en los proepisternos. Mesoepisternos con fosetas suaves en ambos sexos, asociadas a la articulación de la pata. Metaepisternos con fosetas moderadamente profundas en ambos sexos. **ÉLITROS** (Fig. 90 A): algo más de dos veces más largos (0,62-0,65 mm) que anchos (0,30-0,34 mm), subparalelos. Márgenes laterales con 20-21 dentículos bien definidos, de aspecto serrado, progresivamente más leves posteriormente. Margen apical levemente sinuoso, con un par de dentículos bien desarrollados asociados a la sutura media; pueden aparecer una serie de rugosidades escamosas o “microdentículos”. Ángulo humeral suavemente marcado. Disco aplanado, con carenas longitudinales laterales asociadas a la 7ª estría, sin alcanzar la zona apical. Superficie con microrreticulación subhexagonal irregular. Poros elitrales muy leves, apenas distinguibles, dispersos en la 7ª estría. Órgano transversal escutelar con una fuerte proyección espiniforme en la parte media del margen posterior. Un par de “ojales” en forma de ranura junto a la base de los élitros. *Quetotaxia*: serie umbilicada potencialmente variable, en general con un grupo anterior de cuatro setas y un grupo posterior de dos setas (**4+2**), en el holotipo el grupo posterior consta de una sola seta (**4+1**). Un par de setas escutelares. Sin setas discales. Cinco o seis pares de hileras longitudinales de pubescencia discal corta. Orla apical de setas cortas. Márgenes laterales orlados con una seta corta en cada dentículo. **PATAS** (Fig. 90 B): semejantes en ambos sexos. Profémur, protibia, mesofémur y mesotibia sin caracteres especiales. Solapa metacoxal suavemente redondeada. Metatrocánteres redondeados. Metafémures suavemente angulosos. Metatibias con la región distal muy dilatada. Lado interno de los fémures liso. Tarsos claramente pentámeros en todas las patas. Uñas curvadas, simples. **ABDOMEN** (Fig. 90 B): cubierto por microrreticulación irregular. Espacio intermetacoxal no ensanchado. Sin fosetas ventrales. Último ventrito con un “cinturón” de microescultura escamosa y fina (cada escama con el borde fina e irregularmente serrado en ambos sexos), margen posterior sin muescas laterales, con entre cinco y siete pares de setas sin dimorfismo sexual significativo: **l-s-s-l-s/m-s-l-s-s-l**. **GENITALIA MASCULINA** (Fig. 90 C 1-4): Edeago con lóbulo medio falciforme (longitud: 0,19 mm), lámina media curvada; más o menos recto en vista dorsal. Ápice subtriangular, romo, proyectado en forma de “cuello de botella”. Endofalo con escleritos esbeltos, en forma de varilla, entrelazados en un dibujo irregular. Parámeros subtriangulares, con dos setas apicales cortas. Esclerito anular (IX esterno abdominal) subtriangular-arqueado con margen apical suavemente proyectado y romo, ligeramenre ladeado (modelo 1, Fig. 55). **GENITALIA FEMENINA** (Fig. 90 D): acorde al modelo general descrito por VIGNA-TAGLIANTI (1972). Gonocoxitos tubulares robustos, con seta apical doble. Sin setas laterales, pero con poros dispersos. Gonosubcoxitos suavemente redondeados. Conducto espermatecal medio-largo, dividido en dos regiones: una proximal, fina (0,004 mm de diámetro) y una distal, gruesa (0,008 mm de diámetro). Espermateca ovoide-subesférica (longitud 0,017 mm). Glándula espermatecal tubular-cónica (longitud: 0,02 mm), distalmente esclerotizada. Armadura genital (segmento abdominal/terguito VIII) con margen liso y redondeado, cubierto por una hilera de setas finas; proyecciones laterales medio-largas, finas.

***Typhlocharis aguirrei* Zaballos & Banda, 2001**

Typhlocharis aguirrei Zaballos & Banda: Zaballos & Banda, 2001: 58-62.

Typhlocharis aguirrei Zaballos & Banda: Lorenz, 2005: 202.

Locus Typicus: Hornachuelos, Córdoba, España

Material estudiado:

HOLOTIPO: 1♂, Arroyo Calderas (37° 54' N, 05° 11' O), Hornachuelos, Córdoba, ESPAÑA, 23-02-1999, 370 m, E. Banda & I. Aguirre leg. (Coll. J.P. Zaballos, UCM). **PARATIPOS:** 1♀ mismos datos que el holotipo; 1♀ Dehesa de la Plata (37° 52' N, 05° 08' O), Posadas, Córdoba, ESPAÑA, 29-09-1986, 278 m, J.P. Zaballos leg. (Coll. J.P. Zaballos, UCM).

Diagnosis:

Coleóptero endógeo de pequeño tamaño, anoftalmo, con cuerpo estrecho y subrectangular cubierto de tegumento microrreticulado y pubescencia dispersa. Vértex con *pars stridens*. Élitros con dentículos de los márgenes fuertes, casi ganchudos. Margen apical con cinco o seis pares de dentículos. Serie umbilicada con siete setas (4+3). Fémures con el margen interno liso. Metatibias muy dilatadas distalmente. Abdomen con un par de fosetas leves, en hembras. Edeago falciforme, con escleritos del endofalo en forma de varilla, con proyección lateral curvada. Genitalia femenina con gonocoxitos tubulares, sin seta lateral; espermateca subesférica irregular (Fig. 91).

Descripción:

Longitud 1,15-1,24 mm (machos), 1,16-1,17 mm (hembras). Insecto anoftalmo, despigmentado, de color amarillo pálido a marrón. Tegumento pubescente y microrreticulado (Fig. 91). **CABEZA** (Fig. 91 A y B): más ancha (0,25-0,27 mm) que larga (0,20-0,21 mm), cubierta de microrreticulación subhexagonal. Órgano estridulador (*pars stridens*) en la región del vértex, en ambos sexos. Depresión semilunar posterolateral en ambos lados de la cápsula cefálica. Labro subrectangular, con márgenes redondeados y una zona triangular central más esclerotizada. Clípeo con margen anterior recto. Antenas moniliformes, con 11 antenómeros progresivamente subcuadrados (**morfo 1**), el último piriforme. Pedúnculo del tercer antenómero un poco alargado (aproximadamente 0,67 veces la longitud del cuerpo del antenómero). Patrón de *sensilla coeloconica* (**sc**) en el último antenómero formado por tres **sc** anterodorsales y una posterodorsal. **Sc** ventral en los antenómeros 5° y 6° sin confirmar. Mandíbula derecha con un diente terebral en el margen interno. Mandíbula izquierda sin dientes, pero con reborde cortante suavemente en solapa. Labio sin características especiales, con un diente medio romo. Lígula con lóbulo medio curvado y paraglosas largas. Gula de tipo ancho, aproximadamente dos veces más larga que ancha. *Quetotaxia cefálica*: seis pares de setas labrales (**s-s-l-m-s-m/m-s-m-l-s-s**), dos pares de setas clipeales (**l-s/s-l**), un par frontales, dos pares supraoculares (anterior y posterior), un par supraantenas, tres pares de setas occipitales y dos pares de setas genales, además de pubescencia dispersa. Labio con un par de setas cerca de la base del diente medio, un par de setas largas cerca de la base de los epilobios, un par de setas muy cortas cerca del ápice de los epilobios y un par de setas cortas cerca de la sutura posterior. Prebasilar con dos pares de setas largas cerca del margen anterior (el par lateral mucho más largo), un par de setas laterales muy cortas en la región media y dos pares de setas (el par lateral mucho más largo) en la región posterior, con cierto grado de variación individual sobre este patrón básico. **TÓRAX** (Fig. 91 A y B): Pronoto subcuadrado, apenas más largo (0,31-0,34 mm) que ancho (0,29-0,31 mm), un poco estrechado en la zona posterior. Margen anterior más o menos recto, levemente crenulado. Hiato medial aproximadamente tan ancho como dos o tres espacios entre las setas adyacentes. Margen posterior suavemente sinuoso. Márgenes laterales con tres o cuatro dentículos romos, pero patentes, cerca de los ángulos posteriores. Superficie cubierta por microrreticulación subhexagonal. Disco aplanado, con una línea media y un par de surcos laterales leves. *Quetotaxia*: un par de setas largas en el primer tercio de los márgenes laterales, un par de setas largas en los

ángulos posteriores, una hilera de cinco o seis pares de setas [1-1-(1)-1-1-1/1-1-1-(1)-1-1] paralelas al margen anterior, dos pares de setas paralelas al margen posterior [1-1/1-1], una hilera de setas pequeñas y finas regularmente distribuidas en los márgenes anterior y posterior, una hilera de setas cortas en los márgenes laterales y aproximadamente cinco pares de hileras longitudinales de pubescencia corta en el disco. Sutura del proepisterno visible. Apófisis prosternal redondeada. Margen anterior del prosterno con una hilera de setas largas y finas (filiformes) y entre seis y ocho pares de setas cortas paralelas a ella [s-(s)-s-s-s-s-s/s-s-s-s-s-(s)-s]. Prosterno cubierto de pubescencia dispersa, ausente en los proepisternos. Mesoepisternos con fosetas muy suaves. Metaepisternos con un par de fosetas laterales suaves, moderadamente marcadas en ambos sexos. **ÉLITROS** (Fig. 91 A): aproximadamente dos veces más largos (0,63-0,69 mm) que anchos (0,28-0,31 mm), subparalelos. Márgenes laterales con aproximadamente 23 dentículos bien marcados, casi ganchudos en el primer tercio, progresivamente más leves posteriormente. Margen apical suavemente redondeado, con entre cinco y seis pares de pequeños dentículos. Ángulo humeral suavemente marcado. Disco aplanado, con carenas longitudinales laterales asociadas a la 7ª estría sin alcanzar el margen apical. Superficie con microrreticulación subhexagonal irregular. Poros elitrales prácticamente indistinguibles. Órgano transversal escutelar con margen recto, algo irregular. Un par de “ojales” junto a la base de los élitros. *Quetotaxia*: serie umbilicada con un grupo anterior de cuatro setas y un grupo posterior de tres setas (4+3). Un par de setas escutelares. Sin setas discales. Cinco o seis pares de hileras longitudinales de pubescencia discal corta. Orla apical de setas cortas. Márgenes laterales orlados con una seta corta en cada dentículo. **PATAS** (Fig. 91 B): semejantes en ambos sexos. Profémur, protibia y mesotibia sin caracteres especiales. Mesofémures suavemente angulosos. Solapa metacoxal suavemente redondeada. Metatrocánteres redondeados. Metafémures sin caracteres especiales. Metatibias con la región anterodistal muy dilatada. Lado interno de los fémures liso. Tarsos claramente pentámeros en todas las patas. Uñas curvadas, simples. **ABDOMEN** (Fig. 91 B): cubierto por microrreticulación irregular. Espacio intermetacoxal no ensanchado. Un par de fosetas ventrales muy leves en el primer ventrito de las hembras; ausentes en los machos. Último ventrito con un “cinturón” de microescultura escamosa y fina (cada escama con el borde fina e irregularmente serrado en ambos sexos), margen posterior sin muescas laterales; con un patrón de seis o siete pares de setas, con dimorfismo sexual: l-s-s-l-s-s/m-s-l-s-s-(s)-l. **GENITALIA MASCULINA** (Fig. 91 C 1-4): Edeago con lóbulo medio falciforme (longitud: 0,17 mm). Sin información de la vista dorsal⁹. Endofalo con escleritos en forma de varilla, con una proyección lateral suavemente curvada hacia arriba. Parámeros subtriangulares, esbeltos y levemente alargados, con dos setas apicales de tamaño medio. Esclerito anular (IX esterno abdominal) no observable en el material estudiado. **GENITALIA FEMENINA** (Fig. 91 D): corresponde al modelo general descrito por VIGNA-TAGLIANTI (1972). Gonocoxitos tubulares, con seta apical doble. Sin setas laterales, con poros dispersos. Gonosubcoxitos romos y redondeados. Conducto espermatecal corto-medio, su grosor y extensión no se aprecian claramente en los ejemplares disponibles. Espermateca subesférica irregular (longitud 0,023 mm). Glándula espermatecal tubular-cónica (longitud: 0,024 mm), distalmente esclerotizada. Armadura genital (segmento abdominal/terguito VIII) con margen liso y redondeado, cubierto por una hilera de setas finas; proyecciones laterales largas, finas.

⁹ En el único macho disponible, la genitalia aparece montada en vista lateral en una preparación microscópica permanente.

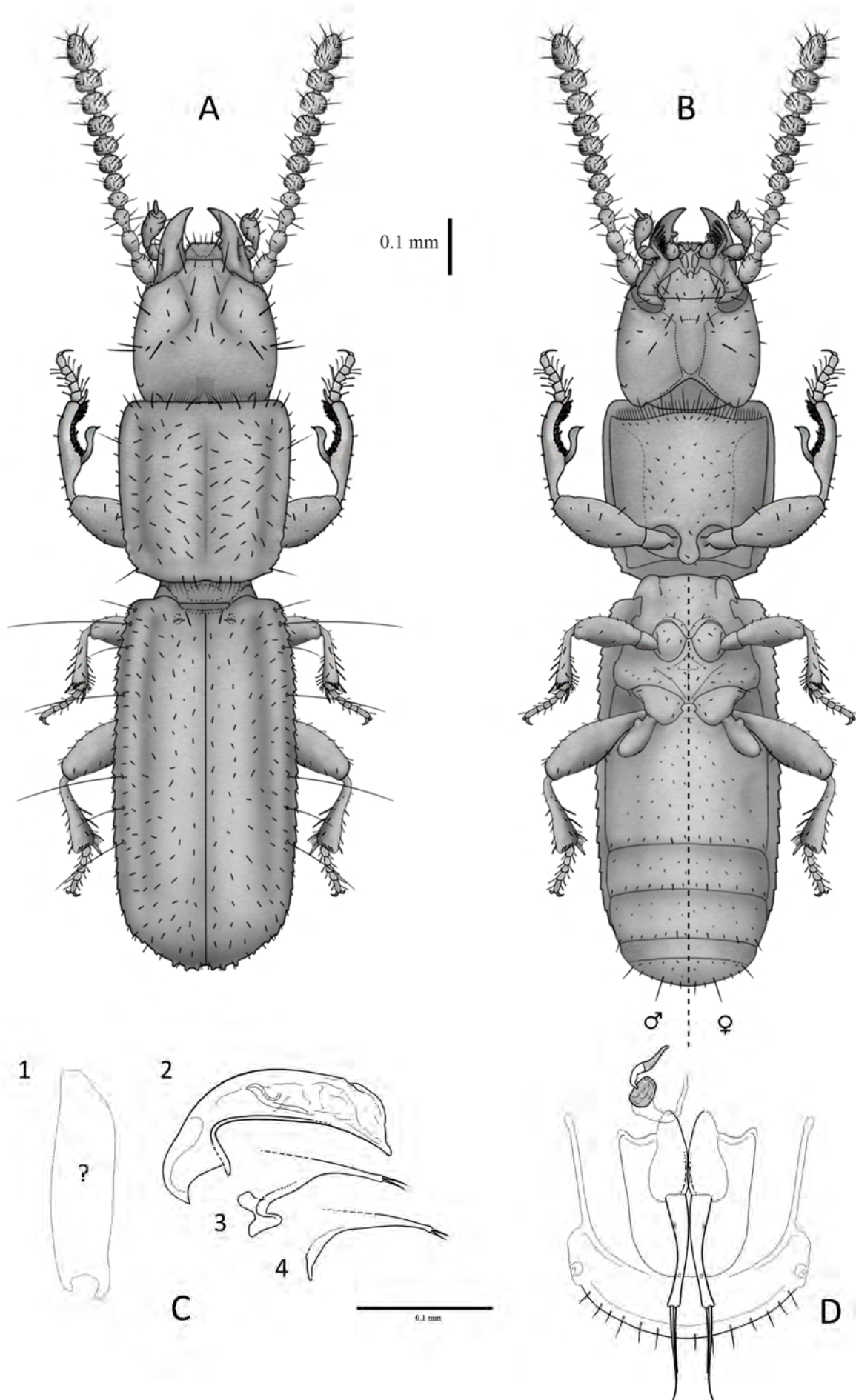


Fig. 91. *Typhlocharis aguirrei* Zaballos & Banda, 2001. A.- *Habitus* dorsal. B.- *Habitus* ventral. Escala: 0.1 mm. C.- Genitalia masculina: 1) edeago en vista dorsal (no observado), 2) edeago en vista lateral, 3) parámetro derecho, 4) parámetro izquierdo. D.- Genitalia femenina. Escala: 0.1 mm.

***Typhlocharis furnayulensis* Zaballos & Banda, 2001**

Typhlocharis furnayulensis Zaballos & Banda: Zaballos & Banda, 2001: 63-66.

Typhlocharis furnayulensis Zaballos & Banda: Lorenz, 2005: 202.

Locus Typicus: Hornachuelos, Córdoba, España

Material estudiado:

HOLOTIPO: 1♂, La Serrezuela (37° 50' N, 05° 12' O), Hornachuelos, Córdoba, ESPAÑA, 14-02-1997, 300 m, J.P. Zaballos leg. (Coll. J.P. Zaballos, UCM). **PARATIPOS:** 3♂♂, 2♀♀, misma localidad que el holotipo, 27-01-1999, J.P. Zaballos & E. Banda leg.; 1♂, 1♀, misma localidad, 14-02-1997, J. P. Zaballos leg.; 2♂♂, 1♀, La Plata (37° 52' N, 05° 08' O), Posadas, Córdoba, ESPAÑA, 07-02-1997, 278 m, J.P. Zaballos leg. (Coll. J.P. Zaballos, UCM).

Diagnosis:

Coleóptero endógeo de pequeño tamaño, anoftalmo, con cuerpo estrecho y subrectangular cubierto de tegumento microrreticulado y pubescencia dispersa. Vértex con *pars stridens*. Élitros con cinco a siete pares de dentículos en el margen apical. Serie umbilicada con seis setas (4+2). Fémures con el margen interno liso. Metatibias muy dilatadas distalmente. Abdomen sin foseas. Edeago falciforme, con escleritos del endofalo en forma de varilla, con proyección lateral curvada. Genitalia femenina con gonocoxitos tubulares, sin seta lateral; espermateca subesférica irregular (Fig. 92).

Descripción:

Longitud 1,11-1,16 mm (machos), 1,11-1,22 mm (hembras). Insecto anoftalmo, despigmentado, de color amarillo pálido a marrón. Tegumento pubescente y microrreticulado (Fig. 92). **CABEZA** (Fig. 92 A y B): más ancha (0,24-0,27 mm) que larga (0,20-0,21 mm), cubierta de microrreticulación subhexagonal. Órgano estridulador (*pars stridens*) en la región del vértex, en ambos sexos. Depresión semilunar posterolateral en ambos lados de la cápsula cefálica. Labro subrectangular, con márgenes redondeados y una zona triangular central más esclerotizada. Clípeo con margen anterior recto. Antenas moniliformes, con 11 antenómeros redondeados, progresivamente subcuadrados (**morfo 1**), el último piriforme. Pedúnculo del tercer antenómero no alargado. *Sensilla coeloconica* (**sc**) en el último antenómero distribuidas en un patrón de tres **sc** anterodorsales y una posterodorsal. Una **sc** ventral en los antenómeros 5º y 6º. Mandíbula derecha con un diente terebral en el margen interno, además de la zona anterior del borde interno proyectada en solapa. Mandíbula izquierda sin dientes, pero con reborde cortante suavemente en solapa. Labio sin características especiales, con un diente medio romo. Lígula con lóbulo medio curvado y paraglosas largas. Gula de tipo ancho, aproximadamente dos veces más larga que ancha. *Quetotaxia cefálica*: cinco o seis pares de setas labrales ((**s**)-**s-l-m-s-m/m-s-m-l-s(s)**), dos pares de setas clipeales (**l-s/s-l**), un par frontales, dos pares supraoculares (anterior y posterior), un par supraantenas, tres pares de setas occipitales y dos pares de setas genales, además de pubescencia dispersa. Labio con un par de setas cerca de la base del diente medio, un par de setas largas cerca de la base de los epilobios, un par de setas muy cortas cerca del ápice de los epilobios y un par de setas cortas cerca de la sutura posterior. Prebasilar con dos pares de setas largas cerca del margen anterior (el par lateral mucho más largo), un par de setas laterales muy cortas en la región media y dos pares de setas (el par lateral mucho más largo) en la región posterior, variable en distintos individuos. **TÓRAX** (Fig. 92 A y B): Pronoto subcuadrado, poco más largo (0,30-0,34 mm) que ancho (0,29-0,33 mm), un poco estrechado en la parte posterior. Margen anterior más o menos recto o suavemente sinuoso, levemente crenulado. Hiato medial aproximadamente tan ancho como dos o tres espacios entre las setas adyacentes. Margen posterior suavemente sinuoso. Márgenes laterales con tres o cuatro dentículos cerca de los ángulos posteriores, muy romos e irregulares. Superficie cubierta por microrreticulación subhexagonal. Disco aplanado, con una línea media y un par de surcos laterales leves. *Quetotaxia*: un par de setas largas en el primer tercio de los márgenes laterales, un par de setas largas en los ángulos posteriores, una hilera de cuatro o cinco pares de setas [**l-l(l)-l-l**]

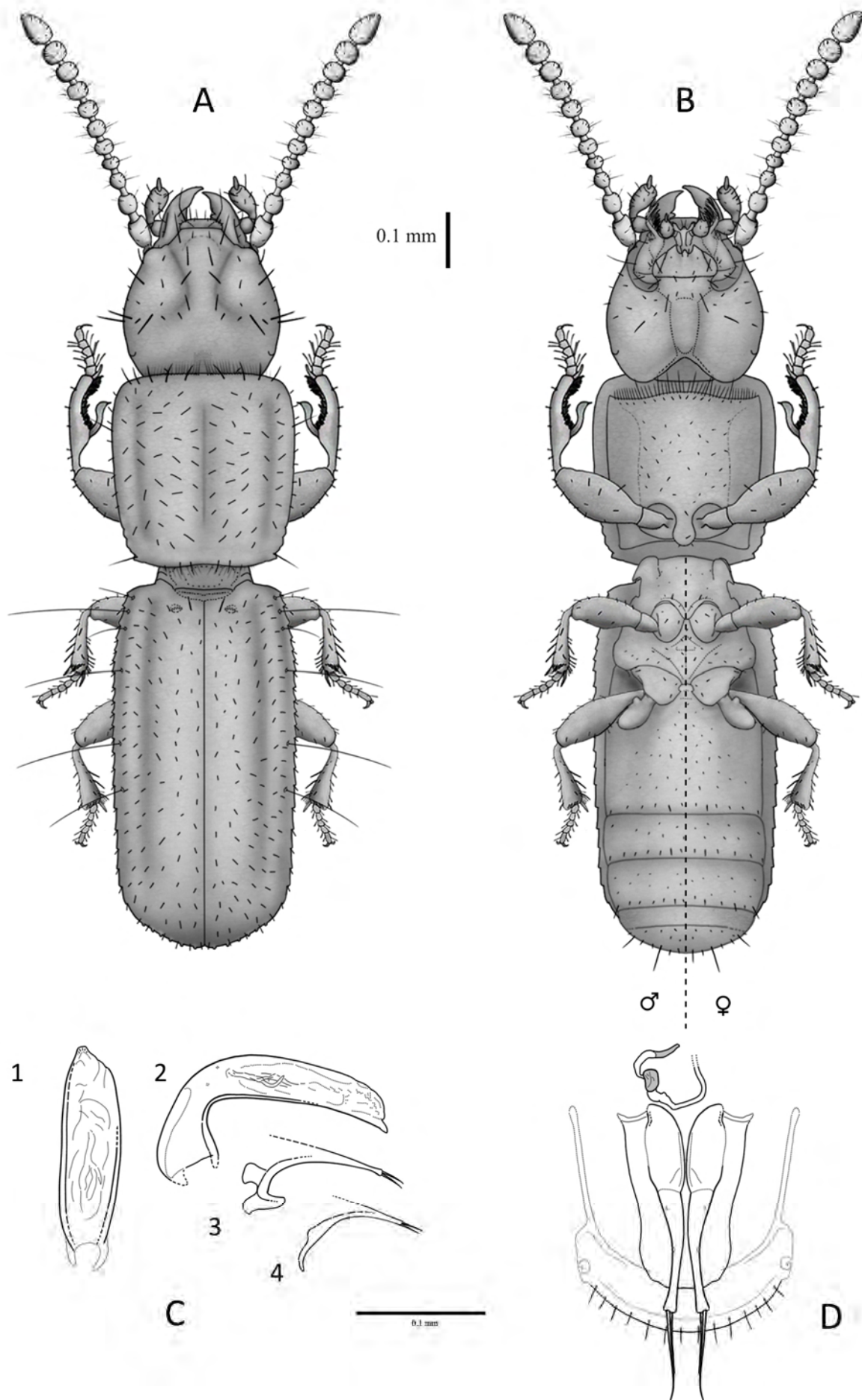


Fig. 92. *Typhlocharis furnayulensis* Zaballos & Banda, 2001. A.- *Habitus* dorsal. B.- *Habitus* ventral. Escala: 0.1 mm. C.- Genitalia masculina: 1) edeago en vista dorsal, 2) edeago en vista lateral, 3) parámero derecho, 4) parámero izquierdo. D.- Genitalia femenina. Escala: 0.1 mm.

I/I-I(I-I-I] paralelas al margen anterior, dos o tres pares de setas paralelas al margen posterior [(s)-I-I/I-I-(s)], una hilera de setas pequeñas y finas regularmente distribuidas en los márgenes anterior y posterior, una hilera de setas cortas en los márgenes laterales y aproximadamente cinco pares de hileras longitudinales de pubescencia corta en el disco. Sutura del proepisterno visible. Apófisis prosternal redondeada. Margen anterior del prosterno con una hilera de setas largas y finas y entre seis y ocho pares de setas cortas paralelas a ella [s-(s)-s-s-s-s/s-s-s-s-s-(s)-s]. Prosterno cubierto de pubescencia dispersa, ausente en los proepisternos. Mesoepisternos apenas hundidos. Metaepisternos con un par de fosetas laterales profundas en ambos sexos. **ÉLITROS** (Fig. 92 A): aproximadamente dos veces más largos (0,60-0,67 mm) que anchos (0,30-0,32 mm), subparalelos. Márgenes laterales con 23-24 dentículos bien marcados, más pronunciados en el primer tercio y progresivamente más leves posteriormente. Margen apical suavemente redondeado, con entre cinco y siete pares de pequeños dentículos. Ángulo humeral suavemente marcado. Disco aplanado, con carenas longitudinales laterales asociadas a la 7ª estría que no alcanzan el margen apical. Superficie con microrreticulación subhexagonal irregular. Poros elitrales prácticamente indistinguibles. Órgano transversal escutelar con margen recto. Un par de “ojales” junto a la base de los élitros. *Quetotaxia*: serie umbilicada con un grupo anterior de cuatro setas y un grupo posterior de dos setas (4+2). Un par de setas escutelares. Sin setas discales. Cinco o seis pares de hileras longitudinales de pubescencia discal corta. Orla apical de setas cortas. Márgenes laterales orlados con una seta corta en cada dentículo. **PATAS** (Fig. 92 B): semejantes en ambos sexos. Profémur, protibia y mesotibia sin caracteres especiales. Mesofémures suavemente angulosos. Solapa metacoxal suavemente redondeada. Metatrocánteres redondeados. Metafémures levemente angulosos y metatibias con la región anterodistal muy dilatada. Lado interno de los fémures liso. Tarsos claramente pentámeros en todas las patas. Uñas curvadas, simples. **ABDOMEN** (Fig. 92 B): cubierto por microrreticulación irregular. Espacio intermetacoxal no ensanchado. Sin fosetas ventrales. Último ventrito con un “cinturón” de microescultura escamosa y fina (cada escama con el borde fina e irregularmente serrado en ambos sexos), margen posterior sin muescas laterales y con aproximadamente seis o siete pares de setas, con dimorfismo sexual: **I-s-s-I-s-s/m-s-I-s-s-(s)-I**. **GENITALIA MASCULINA** (Fig. 92 C 1-4): Edeago con lóbulo medio falciforme, (longitud: 0,18 mm), desviado a la derecha (orientado anatómicamente) en vista dorsal. Ápice subtriangular, suavemente redondeado. Endofalo con escleritos en forma de varilla, con una proyección lateral curvada hacia arriba. Parámetros subtriangulares, esbeltos y levemente alargados, con dos setas apicales de tamaño medio-largo. Esclerito anular (IX externo abdominal) subtriangular-arqueado con margen apical proyectado, pequeño y muy estrecho, sobresale a modo de lengüeta (modelo 3, Fig. 55). **GENITALIA FEMENINA** (Fig. 92 D): acorde al modelo general descrito por VIGNA-TAGLIANTI (1972). Gonocoxitos tubulares, con seta apical doble. Sin setas laterales, pero con varios poros. Gonosubcoxitos romos y redondeados. Conducto espermatecal medio-largo, gradualmente engrosado en la zona distal, pero sin una diferenciación nítida. Espermateca subesférica irregular (longitud 0,017 mm). Glándula espermatecal tubular-cónica (longitud: 0,02 mm), distalmente esclerotizada. Armadura genital (segmento abdominal/terguito VIII) con margen liso y redondeado, cubierto por una hilera de setas finas; proyecciones laterales largas, finas.

***Typhlocharis millenaria* Zaballos & Banda, 2001**

Typhlocharis millenaria Zaballos & Banda: Zaballos & Banda, 2001: 66-69.

Typhlocharis millenaria Zaballos & Banda: Lorenz, 2005: 202.

Locus Typicus: Hornachuelos, Córdoba, España

Material estudiado:

HOLOTIPO: 1♂, Los Molinos (37° 49' N, 05° 14' O), Hornachuelos, Córdoba, ESPAÑA, 28-01-1999, 100 m, J.P. Zaballos & E. Banda leg. (Coll. J.P. Zaballos, UCM). **PARATIPOS:** 1♂, 1♀, mismos datos que el holotipo, J.P. Zaballos & E. Banda leg.; 1♀, misma localidad, 03-11-1999, E. Banda & I. Aguirre leg. (Coll. J.P. Zaballos, UCM).

Diagnosis:

Coleóptero endógeo de pequeño tamaño, anoftalmo, con cuerpo estrecho y subrectangular cubierto de tegumento microrreticulado y pubescencia dispersa. Vértex con *pars stridens*. Élitros con dentículos de los márgenes fuertes, casi ganchudos. Margen apical con cinco o seis pares de dentículos. Serie umbilicada con cinco setas (4+1). Fémures con el margen interno liso. Metatibias muy dilatadas distalmente. Abdomen sin fosetas. Edeago falciforme, con escleritos del endofalo en forma de varilla, con proyección lateral curvada. Genitalia femenina con gonocoxitos tubulares, sin seta lateral; espermateca subesférica irregular (Fig. 93).

Descripción:

Longitud 1,10-1,12 mm (machos), 1,21-1,24 mm (hembras). Insecto anoftalmo, despigmentado, de color amarillo pálido a marrón. Tegumento pubescente y microrreticulado (Fig. 93). **CABEZA** (Fig. 93 A y B): más ancha (0,25-0,27 mm) que larga (0,20-0,22 mm), con superficie microrreticulada (patrón subhexagonal). Órgano estridulador (*pars stridens*) en la región del vértex, en ambos sexos. Depresión semilunar posterolateral en ambos lados de la cápsula cefálica. Labro subrectangular, con márgenes redondeados y una zona triangular central más esclerotizada. Clípeo con margen anterior recto. Antenas moniliformes, con 11 antenómeros redondeados, progresivamente subcuadrados (**morfo 1**), el último piriforme. Pedúnculo del tercer antenómero corto. *Sensilla coeloconica* (**sc**) en el último antenómero distribuidas en un patrón de tres **sc** anterodorsales y una posterodorsal. Una **sc** ventral en los antenómeros 5º y 6º. Mandíbula derecha con un diente terebral en el margen interno. Mandíbula izquierda sin dientes, pero con reborde cortante suavemente en solapa. Labio sin características especiales, con un diente medio romo. Lígula con lóbulo medio curvado, paraglosas de tamaño medio-largo. Gula de tipo ancho, aproximadamente dos veces más larga que ancha. *Quetotaxia cefálica*: seis pares de setas labrales (**s-s-l-m-s-m/m-s-m-l-s-s**), dos pares de setas clipeales (**l-s/s-l**), un par frontales, dos pares supraoculares (anterior y posterior), un par supraantenas, tres pares de setas occipitales y dos pares de setas genales, además de pubescencia dispersa. Labio con un par de setas cerca de la base del diente medio, un par de setas largas cerca de la base de los epilobios, un par de setas muy cortas cerca del ápice de los epilobios y un par de setas cortas cerca de la sutura posterior. Prebasilar con dos pares de setas cerca del margen anterior (el par lateral mucho más largo), un par lateral de setas muy cortas en la zona media y dos pares de setas (el par lateral mucho más largo) en la región posterior, con una distribución irregular en distintos individuos. **TÓRAX** (Fig. 93 A y B): Pronoto subcuadrado, algo más largo (0,30-0,35 mm) que ancho (0,28-0,31 mm), estrechado posteriormente. Márgenes anterior y posterior suavemente sinuosos. Margen anterior levemente crenulado, con hiato medial (aproximadamente tan ancho como tres espacios entre las setas adyacentes). Márgenes laterales con aproximadamente cuatro dentículos cerca de los ángulos posteriores, muy romos e irregulares. Superficie cubierta por microrreticulación subhexagonal. Disco aplanado, con una línea media y un par de surcos laterales leves. *Quetotaxia*: un par de setas largas en el primer tercio de los márgenes laterales, un par de setas largas en los ángulos posteriores, una hilera de aproximadamente seis pares de setas [**l-l-l-l-l-l/l-l-l-l-l-l**] paralelas al margen anterior, cuatro pares de setas paralelas al margen posterior [**s-m-l-l/l-l-m-s**], una hilera de setas pequeñas y finas

regularmente distribuidas en los márgenes anterior y posterior, una hilera de setas cortas en los márgenes laterales y aproximadamente cinco pares de hileras longitudinales de pubescencia corta en el disco. Sutura del proepisterno visible. Apófisis prosternal redondeada. Margen anterior del prosterno con una hilera de setas largas y finas y entre seis y ocho pares de setas cortas paralelas a ella [s-(s)-s-s-s-s/s-s-s-s-(s)-s]. Prosterno cubierto de pubescencia dispersa, ausente en los proepisternos. Mesoepisternos y metaepisternos con una leve depresión asociada a la zona de articulación de las patas. **ÉLITROS** (Fig. 93 A): aproximadamente dos veces más largos (0,60-0,68 mm) que anchos (0,30-0,31 mm), subparalelos. Márgenes laterales con 19-20 dentículos bien marcados, casi ganchudos en el primer tercio, progresivamente más leves posteriormente. Margen apical suavemente redondeado, con entre cinco y seis pares de pequeños dentículos. Ángulo humeral suavemente marcado. Disco aplanado, con carenas longitudinales laterales asociadas a la 7ª estría sin alcanzar el margen apical. Superficie con microrreticulación subhexagonal irregular. Poros elitrales prácticamente indistinguibles. Órgano transversal escutelar con margen recto pero irregular. Un par de “ojales” junto a la base de los élitros. *Quetotaxia*: serie umbilicada con un grupo anterior de cuatro setas y un grupo posterior de una seta (4+1). Un par de setas escutelares. Sin setas discales. Cinco o seis pares de hileras longitudinales de pubescencia discal corta. Orla apical de setas cortas. Márgenes laterales orlados con una seta corta en cada dentículo. **PATAS** (Fig. 93 B): semejantes en ambos sexos. Profémur, protibia, mesofémur y mesotibia sin caracteres especiales. Solapa metacoxal suavemente redondeada. Metatrocánteres redondeados. Metafémures levemente angulosos y metatibias con la región anterodistal fuertemente dilatada. Lado interno de los fémures liso. Tarsos claramente pentámeros en todas las patas. Uñas curvadas, simples. **ABDOMEN** (Fig. 93 B): cubierto por microrreticulación irregular. Espacio intermetacoxal no ensanchado. Sin fosetas ventrales. Último ventrito con un “cinturón” de microescultura escamosa y fina (cada escama con el borde fina e irregularmente serrado en ambos sexos), margen posterior sin muescas laterales y con aproximadamente seis pares de setas, con dimorfismo sexual: **l-s-s-l-s-s/m-s-l-s-l-s-s-l**. **GENITALIA MASCULINA** (Fig. 93 C 1-4): Edeago con lóbulo medio falciforme (longitud: 0,16 mm), robusto; más o menos recto en vista dorsal. Ápice subtriangular, suavemente redondeado. Endofalo con escleritos en forma de varilla, con una proyección lateral curvada hacia arriba. Parámetros subtriangulares, con dos setas apicales de tamaño medio-largo. Esclerito anular (IX esterno abdominal) subtriangular-arqueado con margen apical proyectado, pequeño y muy estrecho, sobresale a modo de lengüeta (modelo 3, Fig. 55). **GENITALIA FEMENINA** (Fig. 93 D): según el modelo general descrito por VIGNA-TAGLIANTI (1972). Gonocoxitos tubulares robustos, con seta apical doble. Sin setas laterales, con poros dispersos. Gonosubcoxitos romos y redondeados. Conducto espermatecal corto, gradualmente más grueso hacia la zona distal. Espermateca subesférica irregular (longitud 0,019 mm). Glándula espermatecal tubular-cónica, larga y fina (longitud: 0,023 mm), distalmente esclerotizada. Armadura genital (segmento abdominal/terguito VIII) con margen liso y redondeado, cubierto por una hilera de setas finas; proyecciones laterales de largas y finas.

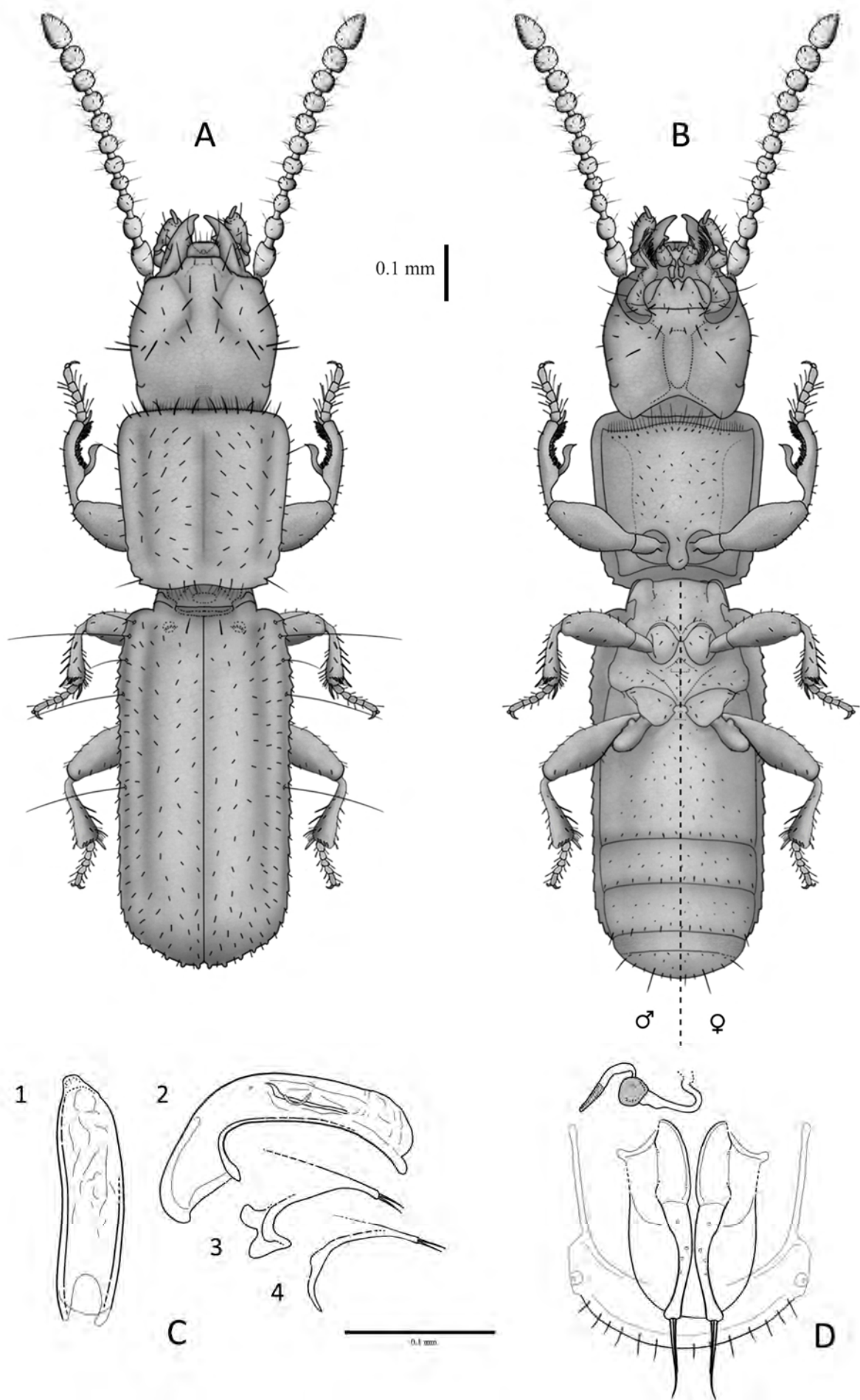


Fig. 93. *Typhlocharis millenaria* Zaballo & Banda, 2001. A.- *Habitus* dorsal. B.- *Habitus* ventral. Escala: 0.1 mm. C.- Genitalia masculina: 1) eedeago en vista dorsal, 2) eedeago en vista lateral, 3) parámero derecho, 4) parámero izquierdo. D.- Genitalia femenina. Escala: 0.1 mm.

***Typhlocharis matiasi* Zaballos & Banda, 2001**

Typhlocharis matiasi Zaballos & Banda: Zaballos & Banda, 2001: 69-72.

Typhlocharis matiasi Zaballos & Banda: Lorenz, 2005: 202.

Locus Typicus: NE Córdoba, Córdoba, España

Material estudiado:

HOLOTIPO: 1♂, NE Córdoba (Ciudad) (37° 54' N, 04° 45' O), Córdoba, ESPAÑA, 14-02-1998, 102 m, J.P. Zaballos leg. (Coll. J.P. Zaballos, UCM). **PARATIPOS:** 2♂♂, 6♀♀, mismos datos que el holotipo, J.P. Zaballos leg. (Coll. J.P. Zaballos, UCM).

Diagnosis:

Coleóptero endógeo de pequeño tamaño, anoftalmo, con cuerpo estrecho y subrectangular cubierto de tegumento microrreticulado y pubescencia dispersa. Vértex con *pars stridens*. Élitros con dentículos de los márgenes solo bien definidos en el tercio anterior. Margen apical con cuatro o cinco pares de dentículos. Serie umbilicada con siete setas (4+3). Fémures con el margen interno liso. Metatibias dilatadas distalmente. Abdomen con un par de fosetas profundas, en ambos sexos. Edeago falciforme, con escleritos del endofalo gruesos, en forma de doble varilla, con proyección lateral curvada. Genitalia femenina con gonocoxitos tubulares, sin seta lateral; spermateca subesférica-irregular (Fig. 94).

Descripción:

Longitud 1,30-1,36 mm (machos), 1,34-1,42 mm (hembras). Insecto anoftalmo, despigmentado, de color amarillo pálido a marrón. Tegumento pubescente y microrreticulado (Fig. 94). **CABEZA** (Fig. 94 A y B): más ancha (0,28-0,30 mm) que larga (0,21-0,23 mm), cubierta de microrreticulación subhexagonal. Órgano estridulador (*pars stridens*) en la región del vértex, en ambos sexos. Depresión semilunar posterolateral en ambos lados de la cápsula cefálica. Labro subrectangular, con márgenes redondeados y una zona triangular central más esclerotizada. Clípeo con margen anterior recto. Antenas moniliformes, con 11 antenómeros redondeados, progresivamente subcuadrados (**morfo 1**), el último piriforme. Pedúnculo del tercer antenómero no alargado. Patrón de *sensilla coeloconica* (**sc**) en el último antenómero compuesto de tres **sc** anterodorsales y una posterodorsal. Una **sc** ventral en los antenómeros 5° y 6°. Mandíbula derecha con un diente terebral en el margen interno. Mandíbula izquierda sin dientes, pero con reborde cortante suavemente en solapa. Labio sin características especiales, con un diente medio romo. Lígula con lóbulo medio curvado, a veces muy bajo; paraglosas largas. Gula de tipo ancho, aproximadamente dos veces más larga que ancha. *Quetotaxia cefálica*: cinco o seis pares de setas labrales ((**s**)-**s-l-m-s-m/m-s-m-l-s**(**s**)), dos pares de setas clipeales (**l-s/s-l**), un par frontales, dos pares supraoculares (anterior y posterior), un par supraantennales, tres pares de setas occipitales y dos pares de setas genales, además de pubescencia dispersa. Labio con un par de setas cerca de la base del diente medio, un par de setas largas cerca de la base de los epilobios, un par de setas muy cortas cerca del ápice de los epilobios y un par de setas cortas cerca de la sutura posterior. Prebasilar con dos pares de setas cerca del margen anterior (el par lateral mucho más largo), un par lateral de setas muy cortas en la zona media y dos pares de setas (el par lateral mucho más largo) en la región posterior, con cierto grado de variabilidad en distintos individuos. **TÓRAX** (Fig. 94 A y B): Pronoto subcuadrado, algo más largo (0,36-0,39 mm) que ancho (0,32-0,34 mm), apenas estrechado en la zona posterior. Márgenes anterior y posterior suavemente sinuosos. Margen anterior levemente crenulado, con hiato medial (aproximadamente tan ancho como dos o tres espacios entre las setas adyacentes). Márgenes laterales con tres o cuatro dentículos muy leves, bajos y romos, cerca de los ángulos posteriores. Superficie cubierta por microrreticulación subhexagonal. Disco aplanado, con una línea media y un par de surcos laterales leves. *Quetotaxia*: un par de setas largas en el primer tercio de los márgenes laterales, un par de setas largas en los ángulos posteriores, una hilera de aproximadamente seis pares de setas [**l-l-l-l-l-l/l-l-l-l-l-l**] paralelas al margen anterior, dos

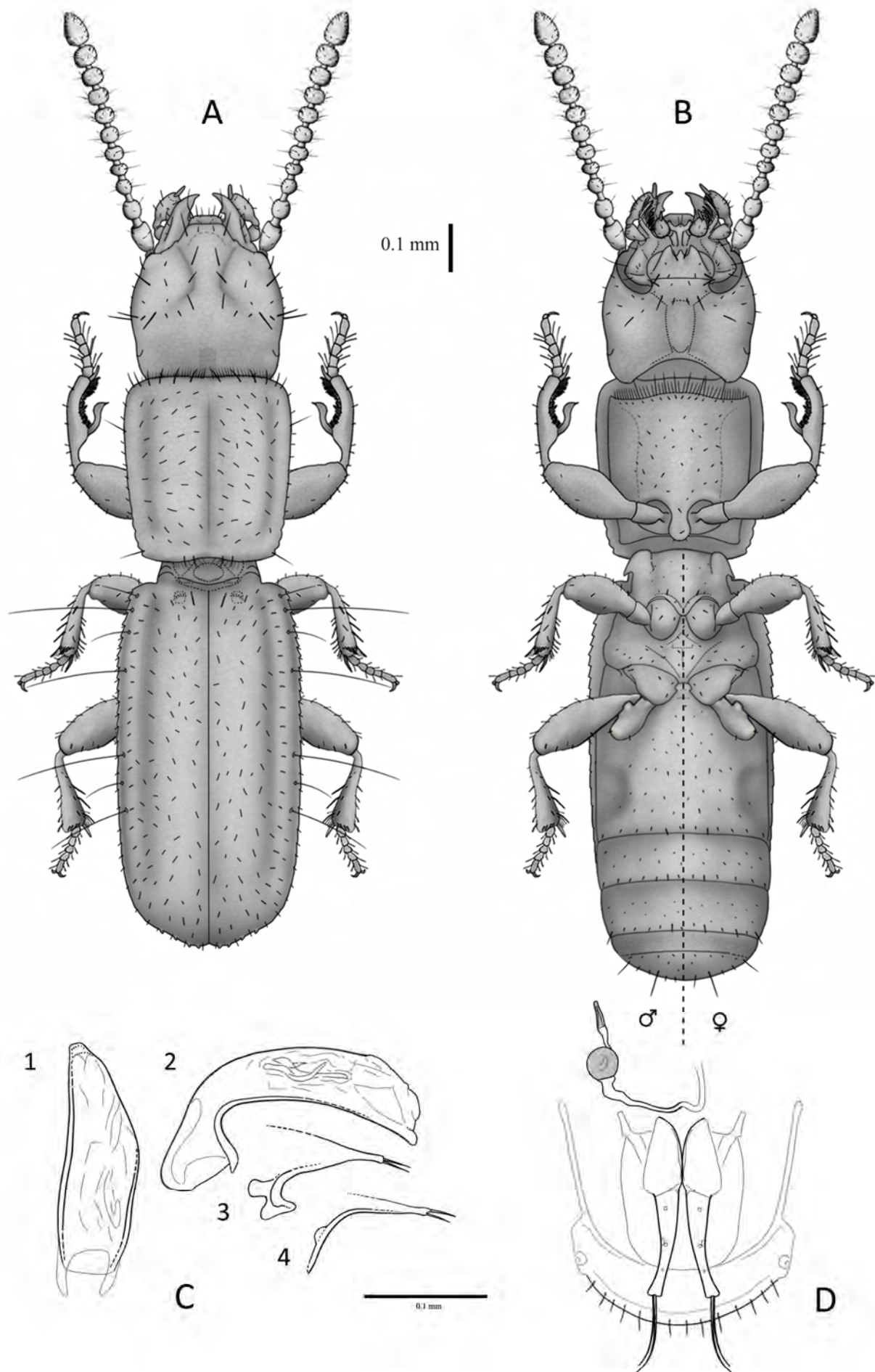


Fig. 94. *Typhlocharis matiasi* Zaballo & Banda, 2001. A.- *Habitus* dorsal. B.- *Habitus* ventral. Escala: 0.1 mm. C.- Genitalia masculina: 1) edeago en vista dorsal, 2) edeago en vista lateral, 3) parámero derecho, 4) parámero izquierdo. D.- Genitalia femenina. Escala: 0.1 mm.

pares de setas paralelas al margen posterior [**I-I-I**], una hilera de setas pequeñas y finas regularmente distribuidas en los márgenes anterior y posterior, una hilera de setas cortas en los márgenes laterales y aproximadamente cinco pares de hileras longitudinales de pubescencia corta en el disco. Sutura del proepisterno visible. Apófisis prosternal redondeada. Margen anterior del prosterno con una hilera de setas largas y finas y entre seis y ocho pares de setas cortas paralelas a ella [**s-(s)-s-s-s-s/s-s-s-s-(s)-s**]. Prosterno cubierto de pubescencia dispersa, ausente en los proepisternos. Mesoepisternos apenas hundidos. Metaepisternos con un par de fosetas laterales suaves en ambos sexos. **ÉLITROS** (Fig. 94 A): aproximadamente dos veces más largos (0,72-0,80 mm) que anchos (0,35-0,38 mm), subparalelos. Márgenes laterales con aproximadamente 22 dentículos bien definidos en el primer tercio de la longitud del margen, progresivamente más leves hasta ser casi inapreciables en la mitad posterior. Margen apical suavemente redondeado, con entre cuatro y cinco pares de pequeños dentículos. Ángulo humeral suavemente marcado. Disco aplanado, con carenas longitudinales laterales asociadas a la 7ª estría sin alcanzar el margen apical. Superficie con microrreticulación subhexagonal irregular. Poros elitrales prácticamente indistinguibles, algunos dispersos en 7ª estría. Órgano transversal escutelar con margen suavemente curvado. Un par de “ojales” junto a la base de los élitros. *Quetotaxia*: serie umbilicada con un grupo anterior de cuatro setas y un grupo posterior de tres setas (**4+3**). Un par de setas escutelares. Sin setas discales. Cinco o seis pares de hileras longitudinales de pubescencia discal corta. Orla apical de setas cortas. Márgenes laterales orlados con una seta corta en cada dentículo. **PATAS** (Fig. 94 B): semejantes en ambos sexos. Profémur, protibia, mesofémur y mesotibia sin caracteres especiales. Solapa metacoxal suavemente redondeada. Metatrocanteres redondeados. Metafémures levemente angulosos y metatibias con la región anterodistal dilatada. Lado interno de los fémures liso. Tarsos claramente pentámeros en todas las patas. Uñas curvadas, simples. **ABDOMEN** (Fig. 94 B): cubierto por microrreticulación irregular. Espacio intermetacoxal no ensanchado. Un par de fosetas ventrales profundas en el primer ventrito, en ambos sexos¹⁰. Último ventrito con un “cinturón” de microescultura escamosa y fina (cada escama con el borde fina e irregularmente serrado en ambos sexos), margen posterior sin muescas laterales, con un patrón de aproximadamente seis pares de setas, con dimorfismo sexual: **l-s-s-l-s-s/m-l-s-l-s-s-l**. **GENITALIA MASCULINA** (Fig. 94 C 1-4): Edeago con lóbulo medio falciforme (longitud: 0,20 mm), robusto; desviado a la derecha (orientado anatómicamente) en vista dorsal. Ápice subtriangular, suavemente redondeado. Endofalo con escleritos en forma de doble varilla, gruesos, con una proyección lateral curvada hacia arriba. Parámetros subtriangulares, con dos setas apicales de tamaño medio-largo. Esclerito anular (IX esterno abdominal) subtriangular-arqueado con margen apical suavemente proyectado, pequeño y romo (modelo 3, Fig. 55). **GENITALIA FEMENINA** (Fig. 94 D): según el modelo general descrito por VIGNA-TAGLIANTI (1972). Gonocoxitos tubulares robustos, con seta apical doble. Sin setas laterales, con poros dispersos. Gonosubcoxitos romos y redondeados. Conducto espermatecal medio-largo, dividido en dos regiones: una proximal, fina (0,003 mm de diámetro) y una distal, gruesa (0,008 mm de diámetro). Espermateca subesférica, irregular (longitud 0,025 mm). Glándula espermatecal tubular-cónica, (longitud: 0,023 mm), distalmente esclerotizada. Armadura genital (segmento abdominal/terguito VIII) con margen liso y redondeado, cubierto por una hilera de setas finas; proyecciones laterales de largas y finas.

¹⁰ En la descripción original (ZABALLOS & BANDA, 2001) se especifica que sólo las hembras tienen un par de fosetas ventrales. Sin embargo, en los ejemplares estudiados ha podido comprobarse que los machos también poseen un par de fosetas ventrales de igual desarrollo (PÉREZ-GONZÁLEZ & ZABALLOS, 2013a).

***Typhlocharis sarria* Serrano & Aguiar, 2001**

Typhlocharis sarrius Serrano & Aguiar: Serrano & Aguiar, 2001: 173-175.

Typhlocharis sarrius Serrano & Aguiar: Lorenz, 2005: 202.

Typhlocharis sarria Serrano & Aguiar: Aguiar & Serrano, 2013: 55.

Locus Typicus: Serra da Arrábida, Portugal

Material estudiado:

2♂♂, Azóla (C. Espichel), PORTUGAL, 05-04-2005, A.R. Serrano leg. (Coll. A. Serrano, UL).

Diagnosis:

Coleóptero endógeo de pequeño tamaño, anoftalmo, con cuerpo estrecho y subrectangular cubierto de tegumento microrreticulado y pubescencia dispersa. Vértex con *pars stridens*. Élitros con margen apical suavemente sinuoso, sin dentículos, pero con surcos apicales característicos. Serie umbilicada con ocho setas (4+4). Tres pares de setas discales. Mesotibias con una seta larga en el margen interno. Abdomen sin “cinturón” en el último ventrito. Edeago falciforme, con una solapa suave en la zona distal; escleritos del endofalo en forma de varilla corta e irregular. Parámetros robustos, con setas apicales asimétricas, la inferior larga y en forma de sable. Hembra desconocida (Fig. 95).

Descripción:

Longitud 1,40 mm (machos). Insecto anoftalmo, despigmentado, de color castaño claro. Tegumento pubescente y microrreticulado (Fig. 95). **CABEZA** (Fig. 95 A y B): más ancha (0,29 mm) que larga (0,24 mm), con microrreticulación subhexagonal. Órgano estridulador (*pars stridens*) en la región del vértex, en ambos sexos. Depresión semilunar posterolateral en ambos lados de la cápsula cefálica. Labro suavemente escotado, con márgenes angulosos y una zona triangular central más esclerotizada. Clípeo con margen anterior recto. Antenas moniliformes, con 11 antenómeros subesféricos (**morfo 1**), el último piriforme. Pedúnculo del tercer antenómero corto. *Sensilla coeloconica* (**sc**) en el último antenómero distribuidas en un patrón de cuatro **sc** anterodorsales y una posterodorsal. Una **sc** ventral en los antenómeros 5º y 6º. Mandíbulas robustas, grandes y curvadas, con ápices afilados. Mandíbula derecha sin dientes, pero con un reborde cortante suavemente marcado. Mandíbula izquierda con un reborde muy marcado, subtriangular y proyectado en solapa. Labio sin características especiales, con un diente medio romo. Lígula con lóbulo medio muy protuberante y paraglosas medio-cortas. Gula de tipo ancho, aproximadamente dos veces más larga que ancha, con las suturas paralelas entre sí. *Quetotaxia cefálica*: ocho pares de setas labrales (**s-s-s-l-s-m-s-m/m-s-m-s-l-s-s-s**), dos pares de setas clipeales (**l-s/s-l**), un par de setas frontales, dos pares de setas supraoculares (anterior y posterior), un par de setas supraantennales, dos pares de setas occipitales y un par de setas genales, además de pubescencia dispersa. Labio con un par de setas cerca de la base del diente medio, un par de setas largas cerca de la base de los epilobios, y un par de setas muy cortas cerca de la sutura posterior. Prebasilar con un par de setas largas cerca del margen anterior y dos pares de setas (el par lateral mucho más largo) en la región posterior, con una distribución irregular en distintos individuos. **TÓRAX** (Fig. 95 A y B): Pronoto subcuadrado, ligeramente más largo (0,39 mm) que ancho (0,37 mm), apenas estrechado en la parte posterior. Márgenes anterior y posterior sinuosos. Margen anterior crenulado, con hiato medial (aproximadamente tan ancho como dos o tres espacios entre las setas adyacentes). Márgenes laterales suavemente arqueados, con dos o tres dentículos, romos e irregulares, cerca de los ángulos posteriores. Superficie cubierta por microrreticulación subhexagonal. Disco aplanado, con una línea media y un par de surcos laterales longitudinales leves. *Quetotaxia*: un par de setas largas en el primer tercio de los márgenes laterales, un par de setas largas en los ángulos posteriores, una hilera de aproximadamente cinco pares de setas [**l-l-l-l-l/l-l-l-l-l**] paralelas al margen anterior, dos pares de setas paralelas al margen posterior [**m-l/l-m**], una hilera de setas pequeñas y finas regularmente distribuidas en los márgenes anterior y posterior, una hilera de setas cortas en los márgenes laterales y cinco

pares de hileras longitudinales de pubescencia en el disco. Sutura del proepisterno visible. Apófisis prosternal estrecha, entre redondeada y alargada. Margen anterior del prosterno con una hilera de setas largas y finas y entre seis y ocho pares de setas cortas paralelas a ella. Prosterno cubierto de pubescencia dispersa, ausente en los proepisternos. Mesoepisternos apenas hundidos. Metaepisternos con un par de fosetas laterales bien marcadas. **ÉLITROS** (Fig. 95 A): aproximadamente dos veces más largos (0,77 mm) que anchos (0,40 mm), subparalelos. Márgenes laterales con 21-23 dentículos poco marcados, progresivamente más leves hacia la zona posterior, siendo casi imperceptibles en el último tercio. Margen apical suavemente sinuoso, sin dentículos, pero con un par de surcos o lunetas apicales características. Pueden aparecer una serie de rugosidades escamosas (microdentículos). Disco aplanado, con carenas longitudinales laterales asociadas a la 7ª estría sin alcanzar la zona apical. Superficie con microrreticulación subhexagonal irregular. Poros elitrales muy leves, dispersos, en el disco y la 7ª estría. Órgano transversal escutelar con margen variable entre recto y suavemente subtriangular o curvado. Un par de “ojales” junto a la base de los élitros. *Quetotaxia*: serie umbilicada formada por un grupo anterior y un grupo posterior de cuatro setas cada uno (**4+4**). Sin setas escutelares. Tres pares de setas discales (un par anterior, dos posteriores). Cinco o seis pares de hileras longitudinales de pubescencia discal corta e irregular. Dos pares de subapicales largas, par apical fino y corto. Márgenes laterales orlados con una seta corta en cada dentículo. **PATAS** (Fig. 95 B): profémur, protibia, mesofémur y mesotibia sin caracteres especiales. Solapa metacoxal suavemente redondeada. Metatrocánteres redondeados. Metafémures sin caracteres especiales y metatibias con la región distal apenas dilatada. Lado interno de los fémures liso. En los machos, aparece una seta mesotibial, muy larga y fina, en la zona distal del margen interno. Tarsos claramente pentámeros en todas las patas. Uñas curvadas, simples. **ABDOMEN** (Fig. 95 B): cubierto por microrreticulación irregular. Espacio intermetacoxal no ensanchado. Fosetas ventrales ausentes en machos. Hembra desconocida. Último ventrito sin “cinturón” abdominal, margen posterior sin muescas laterales y con seis o siete pares de setas: **m-m-s-(s)-l-s-m/ ?**. **GENTALIA MASCULINA** (Fig. 95 C 1-4): Edeago con lóbulo medio falciforme (longitud: 0,21 mm), lámina basal suavemente arqueada y bastante alto en la zona distal con una solapa suave redondeada; levemente desviado a la derecha (orientado anatómicamente) en vista dorsal. Ápice subtriangular corto, romo y redondeado. Endofalo con piezas esclerotizadas en forma de varilla corta e irregular. Parámetros subtriangulares, robustos, con dos setas apicales, asimétricas: una pequeña y fina y la otra muy larga, con forma de sable. Esclerito anular (IX esterno abdominal) subtriangular con una proyección apical estrecha y larga (modelo 5, Fig. 55). **GENTALIA FEMENINA** (Fig. 95 D): desconocida.

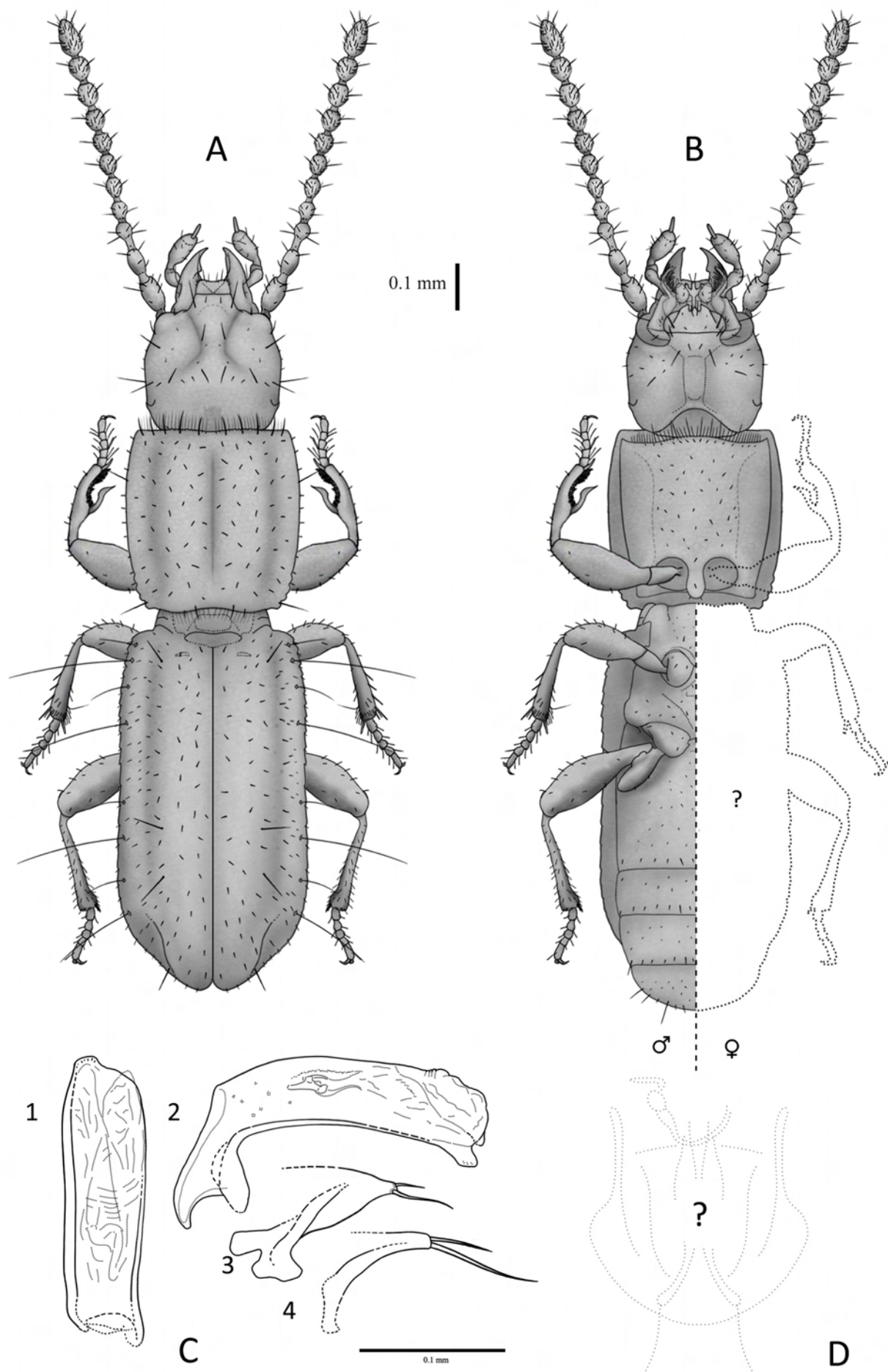


Fig. 95. *Typhlocharis sarria* Serrano & Aguiar, 2001. A.- *Habitus* dorsal. B.- *Habitus* ventral. Hembra desconocida. Escala: 0.1 mm. C.- Genitalia masculina: 1) edeago en vista dorsal, 2) edeago en vista lateral, 3) parámetro derecho, 4) parámetro izquierdo. D.- Genitalia femenina desconocida. Escala: 0.1 mm.

***Typhlocharis elenae* Serrano & Aguiar, 2002**

Typhlocharis elenae Serrano & Aguiar: Serrano & Aguiar, 2002: 182-184.

Typhlocharis elenae Serrano & Aguiar: Lorenz, 2005: 202.

Typhlocharis elenae Serrano & Aguiar: Aguiar & Serrano, 2013: 53.

Locus Typicus: Estremoz-Vimieiro, Portugal

Material estudiado:

PARATIPOS: 3♂♂, 4♀♀ Granja (38° 19' N, 07° 15' O), Alcarrache, PORTUGAL, 24-01-2001, A.R. Serrano leg. (Coll. J.P. Zaballos, UCM).

Diagnosis:

Coleóptero endógeo de pequeño tamaño, anoftalmo, con cuerpo estrecho y subrectangular cubierto de tegumento microrreticulado y pubescencia dispersa. Vértex sin *pars stridens*. Mandíbulas muy robustas y angulosas, “en tenaza”. Clípeo curvado, labro muy escotado. Machos con cápsula cefálica mucho más grande que en las hembras. Gula estrecha. Élitros con dos pares de denticulos en el margen apical, asociados a la 7ª estría y a la sutura (éste par muy variable). Poros grandes, muy definidos. Serie umbilicada con cinco setas (4+1). Metatrocánteros con dimorfismo sexual acusado, mucho más angulosos en machos. Machos con pelo metatibial y “espolón”. Un par de fosetas ventrales profundas, en hembras. Edeago falciforme, curvado, con ápice subtriangular y estrecho. Escleritos del endofalo en forma de “(I)”. Genitalia femenina con gonocoxitos tubulares, con seta lateral; conducto espermatecal muy largo y espermateca subcilíndrica-reniforme (Fig. 96).

Descripción:

Longitud 1,77-1,87 mm (machos), 1,67-1,84 mm (hembras). Insecto anoftalmo, despigmentado, de color amarillo pálido a marrón. Tegumento pubescente y microrreticulado (Fig. 96). **CABEZA** (Fig. 96 A y B): generalmente más ancha (0,38-0,46 mm) que larga (0,37-0,46 mm), con superficie microrreticulada (patrón subhexagonal). Dimorfismo sexual en las proporciones de la cápsula cefálica: mucho más grande y alargada en machos, “normal” en hembras. Sin órgano estridulador (*pars stridens*). Depresión semilunar posterolateral en ambos lados de la cápsula cefálica. Labro fuertemente escotado, casi acorazonado, con una zona triangular central más esclerotizada. Margen anterior del clípeo con un reborde formando una proyección curvada, más suave en las hembras. Antenas moniliformes, con 11 antenómeros reniformes (**morfo 2**), el último piriforme. Pedúnculo del tercer antenómero ligeramente alargado (aproximadamente 0,75 veces la longitud del cuerpo del antenómero). Patrón de *sensilla coeloconica* (**sc**) del último antenómero compuesto por una **sc** anterodorsal y una posterodorsal. Una **sc** ventral en los antenómeros 5º y 6º. Mandíbulas muy robustas y angulosas, “en tenaza”, con abultamientos cuticulares en el ángulo del margen externo. Mandíbula derecha con un diente terebral (a veces bífido) y reborde fuertemente marcado; mandíbula izquierda sin dientes, pero con reborde fuertemente marcado, ligeramente proyectado en forma de solapa. Presentan un fuerte dimorfismo sexual, en las hembras son más gráciles y redondeadas, sin abultamientos cuticulares, con el aspecto “común” a la mayoría del género. Labio sin características especiales, con un diente medio romo. Lígula con lóbulo medio triangular, paraglosas largas. Gula de tipo estrecho, casi cuatro veces más larga que ancha. *Quetotaxia cefálica*: seis pares de setas labrales (**s-s-l-m-s-m/m-s-m-l-s-s**), dos pares de setas clipeales (**l-s/s-l**), un par frontales, dos pares supraoculares (anterior y posterior), un par supraantennales, dos pares de setas occipitales y un par de setas genales, además de pubescencia dispersa por toda la cápsula cefálica a excepción del cuello. Labio con un par de setas cerca de la base del diente medio, un par de setas largas cerca de la base de los epilobios, un par de setas muy cortas cerca del ápice de los epilobios y uno o dos pares de setas muy cortas cerca de la sutura posterior. Prebasilar con dos pares de setas cerca del margen anterior (el par lateral mucho más largo), un par lateral de setas muy cortas en la zona media y dos pares de setas (el par lateral mucho más largo) en la región posterior, con una distribución irregular en distintos individuos. **TÓRAX** (Fig. 96 A y B): Pronoto subtrapezoidal, más largo (0,47-0,54 mm) que ancho (0,38-0,49 mm)

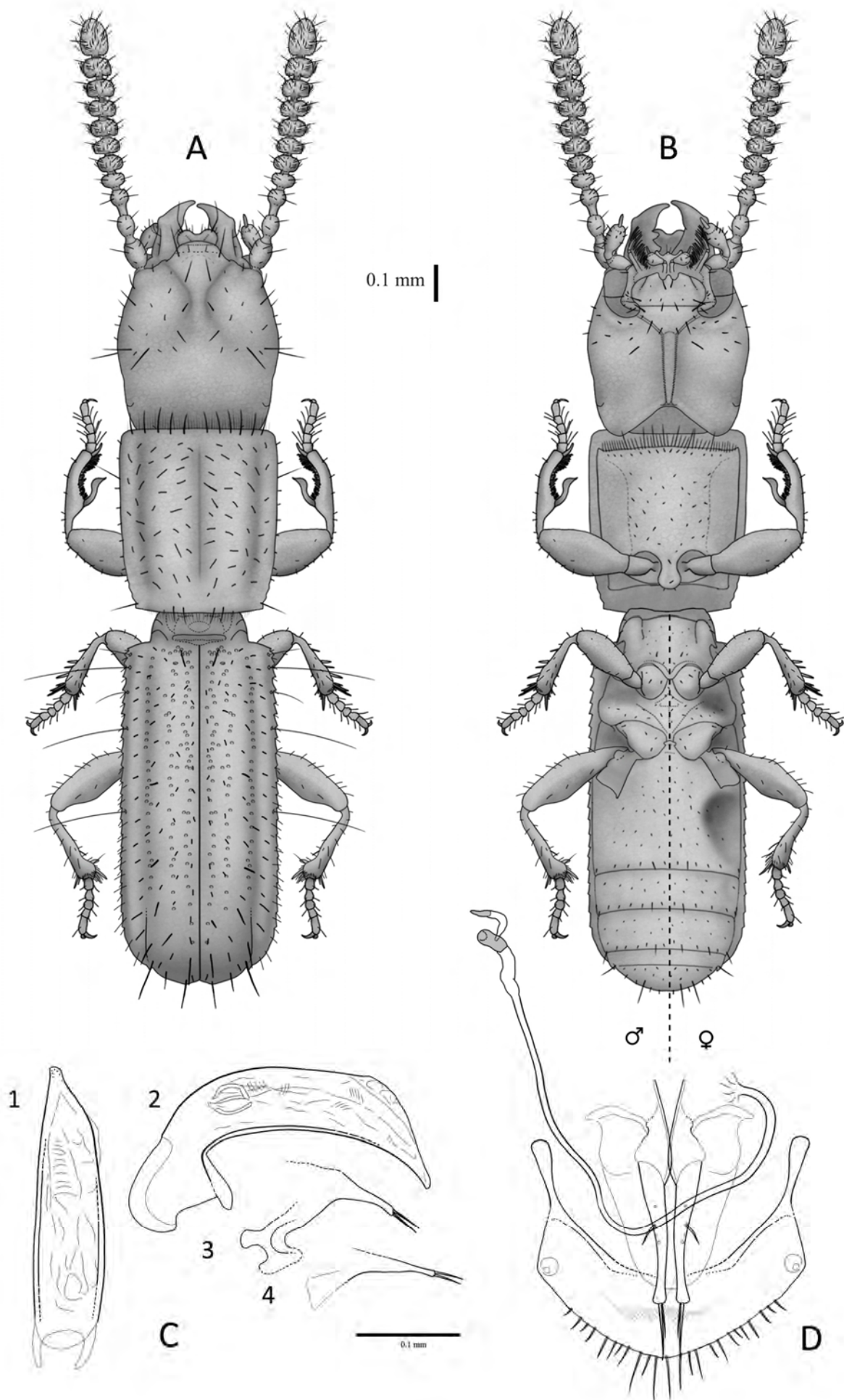


Fig. 96. *Typhlocharis elenae* Serrano & Aguiar, 2002. A.- *Habitus* dorsal. B.- *Habitus* ventral. Escala: 0.1 mm. C.- Genitalia masculina: 1) edeago en vista dorsal, 2) edeago en vista lateral, 3) parámetro derecho, 4) parámetro izquierdo. D.- Genitalia femenina. Escala: 0.1 mm.

estrechado en la parte posterior. Margen anterior más o menos recto, no crenulado, sin hiato medial. Margen posterior levemente curvado. Márgenes laterales con aproximadamente dos dentículos posteriores, muy leves, apenas insinuados. Superficie cubierta por microrreticulación subhexagonal. Disco aplanado, con una línea media y un par de surcos laterales longitudinales leves. *Quetotaxia*: un par de setas largas en el primer tercio de los márgenes laterales, un par de setas largas en los ángulos posteriores, una hilera de cinco o seis pares de setas [1-(1)-1-1-1-1/1-1-1-1-(1)-1] paralelas al margen anterior, dos o tres pares de setas paralelas al margen posterior [(s)-1-1/1-1-(s)], una hilera de setas pequeñas y finas regularmente distribuidas en los márgenes anterior y posterior, una hilera de setas cortas en los márgenes laterales y aproximadamente cinco pares de hileras longitudinales irregulares de pubescencia corta en el disco. Sutura del proepisterno visible. Apófisis prosternal redondeada. Margen anterior del prosterno con una hilera de setas largas y finas y entre seis y ocho pares de setas cortas paralelas a ella. Prosterno cubierto de pubescencia dispersa, ausente en los proepisternos. Mesoepisternos con un par de fosetas laterales, bien marcadas en las hembras; más suaves en los machos. Metaepisternos con un par de fosetas laterales profundas en hembras, algo más suaves en machos. **ÉLITROS** (Fig. 96 A): aproximadamente dos veces más largos (0,90-1,00 mm) que anchos (0,40-0,43 mm), subparalelos. Márgenes laterales con 23-24 dentículos bien definidos, paulatinamente más leves hacia atrás. Margen apical suavemente redondeado, con dos pares de dentículos: un par asociado a la 7ª estría y un par sutural, de definición muy variable entre un ángulo y un dentículo propiamente dicho, a veces ausente y por lo general más marcado en hembras. Ángulo humeral suavemente marcado. Disco aplanado, con carenas longitudinales laterales asociadas a la 7ª estría, formando unos surcos apreciables en el margen apical. Superficie con microrreticulación subhexagonal irregular. Poros elitrales grandes, bien marcados, en región escutelar, sutura media, disco y 7ª estría. Órgano transversal escutelar con margen recto. Un par de “ojales”, pequeños y atrofiados junto a la base de los élitros. *Quetotaxia*: serie umbilicada con un grupo anterior de cuatro setas y un grupo posterior de una seta (4+1). Un par de setas escutelares. Sin setas discales verdaderas, pero con varias “pseudodiscals” (setas destacadas del resto de la pubescencia). Cinco o seis pares de hileras longitudinales de pubescencia discal larga e irregular, la tercera hilera presenta setas de distinta longitud. Un par de setas apicales y dos pares de subapicales, el lateral mucho más largo. Márgenes laterales orlados con una seta corta en cada dentículo. **PATAS** (Fig. 96 B): con dimorfismo sexual. Profémur, protibia, mesofémur y mesotibia sin caracteres especiales. Solapa metacoxal suavemente redondeada. Metatrocánteres muy angulosos, con una proyección dentiforme grande y muy marcada en el ángulo interno en los machos; las hembras presentan los mismos rasgos, pero suavizados. Metafémures sin caracteres especiales. Metatibias con la región distal apenas dilatada. Los machos presentan un pelo metatibial de tamaño medio acompañado de una seta corta y muy robusta (“espolón”) en el margen interno. Este pelo aparece también en hembras, pero muy corto. Lado interno de los fémures liso. Tarsos claramente pentámeros en todas las patas. Uñas curvadas, simples. **ABDOMEN** (Fig. 96 B): cubierto por microrreticulación irregular. Espacio intermetacoxal no ensanchado. Un par de fosetas ventrales simples, pero muy profundas, en el primer ventrito de las hembras. Machos sin fosetas. Último ventrito con un “cinturón” de microescultura escamosa y fina (cada escama con el borde fina e irregularmente serrado en ambos sexos), margen posterior con un par de muescas laterales y seis u ocho pares de setas, con un marcado dimorfismo sexual: 1-(s)-s-s-1-s-s/s-1-s-1-s-s-(s)-1. **GENITALIA MASCULINA** (Fig. 96 C 1-4): Edeago con lóbulo medio falciforme (longitud: 0,29 mm), robusto, lámina media curvada; más o menos recto en vista dorsal. Ápice subtriangular, estrecho y romo. Endofalo con tres escleritos cortos y curvados, en forma de “grano de café” o “(I)”. Parámetros subtriangulares adelgazados

distalmente, con dos setas apicales de longitud media. Esclerito anular (IX esterno abdominal) arqueado con margen apical no proyectado, muy ancho y romo (modelo 13, Fig. 55). **GENITALIA FEMENINA** (Fig. 96 D): según el modelo general descrito por VIGNA-TAGLIANTI (1972). Gonocoxitos tubulares largos, con seta apical doble. Seta lateral en la parte media del gonocoxito, además de varios poros. Gonosubcoxitos estrechos y apuntados. Conducto espermatecal muy largo, con dos tramos: uno proximal fino (0,005 mm de diámetro) y uno distal, grueso (0,012 mm de diámetro). Espermateca subcilíndrica-reniforme (longitud 0,029 mm). Glándula espermatecal tubular-cónica (longitud: 0,021 mm), distalmente esclerotizada. Armadura genital (segmento abdominal/terguito VIII) con margen liso, levemente apuntado, cubierto por una hilera de setas finas; proyecciones laterales de tamaño medio, con la parte distal ligeramente ensanchada.

***Typhlocharis gomesalvesi* Serrano & Aguiar, 2002**

Typhlocharis gomesalvesi Serrano & Aguiar: Serrano & Aguiar, 2002: 186-190.

Typhlocharis gomesalvesi Serrano & Aguiar: Lorenz, 2005: 202.

Typhlocharis gomesalvesi Serrano & Aguiar: Aguiar & Serrano, 2013: 54.

Locus Typicus: Granja, Portugal

Material estudiado:

PARATIPOS: 2♂♂, 2♀♀ Granja (38° 19' N, 07° 15' O), Alcarrache, PORTUGAL, 24-01-2001, A.R. Serrano leg. (Coll. J.P. Zaballos, UCM).

Diagnosis:

Coleóptero endógeo de pequeño tamaño, anoftalmo, con cuerpo estrecho y subrectangular cubierto de tegumento microrreticulado y pubescencia dispersa. Vértex con *pars stridens*. Élitros con un par de dentículos en el margen apical, asociados a la sutura. Serie umbilicada con cinco setas (4+1). Edeago falciforme, con escleritos del endofalo formando un complejo conjunto de varillas, con proyecciones laterales curvadas. Genitalia femenina con gonocoxitos tubulares; espermateca subesférica-irregular (Fig. 97).

Descripción:

Longitud 1,21-1,30 mm (machos), 1,24-1,29 mm (hembras). Insecto anoftalmo, despigmentado, de color amarillo pálido a marrón. Tegumento pubescente y microrreticulado (Fig. 97). **CABEZA** (Fig. 97 A y B): más ancha (0,26-0,28 mm) que larga (0,20-0,23 mm), con superficie microrreticulada (patrón subhexagonal). Órgano estridulador (*pars stridens*) en la región del vértex, en ambos sexos. Depresión semilunar posterolateral en ambos lados de la cápsula cefálica. Labro suavemente redondeado, con una zona triangular central más esclerotizada. Clípeo con el margen anterior recto. Antenas moniliformes, con 11 antenómeros subcuadrados (**morfo 1**), el último piriforme. Pedúnculo del tercer antenómero corto. *Sensilla coeloconica* (**sc**) en el último antenómero distribuidas en un patrón de tres **sc** anterodorsales y una posterodorsal. Una **sc** ventral en los antenómeros 5° y 6°. Mandíbula derecha variable, un diente terebral presente en algunos individuos, ausente en otros, siempre con un reborde suave. Mandíbula izquierda sin dientes, con un reborde leve. Labio sin características especiales, con un diente medio romo. Lígula con lóbulo medio curvado y prominente, paraglosas largas. Gula de tipo ancho, aproximadamente dos veces más larga que ancha, la sutura es tenue. *Quetotaxia cefálica*: seis pares de setas labrales (**s-s-l-m-s-m/m-s-m-l-s-s**), dos pares de setas clipeales (**l-s/s-l**), un par frontales, dos pares supraoculares (anterior y posterior), un par supraantenas, dos pares de setas occipitales y un par de setas genales, además de pubescencia dispersa. Labio con un par de setas cerca de la base del diente medio, un par

de setas largas cerca de la base de los epilobios, un par de setas muy cortas cerca del ápice de los epilobios y un par de setas muy cortas cerca de la sutura posterior. Prebasilar con un par de setas laterales largas cerca del margen anterior, un par lateral de setas muy cortas en la zona media y dos pares de setas (el par lateral mucho más largo) en la región posterior, con una distribución irregular y variable entre distintos individuos. **TÓRAX** (Fig. 97 A y B): Pronoto subcuadrado, más largo (0,34-0,37 mm) que ancho (0,30 mm), apenas estrechado en la parte posterior. Margen anterior más o menos recto o suavemente sinuoso, levemente crenulado, con hiato medial (aproximadamente tan ancho como tres espacios entre las setas adyacentes). Margen posterior sinuoso. Márgenes laterales con dos o tres dentículos posteriores grandes y muy romos, poco marcados. Superficie cubierta por microrreticulación subhexagonal. Disco aplanado, con una línea media y un par de surcos laterales longitudinales leves. *Quetotaxia*: un par de setas largas en el primer tercio de los márgenes laterales, un par de setas largas en los ángulos posteriores, una hilera de seis o siete pares de setas [1-(1)-1-1-1-1-1/1-1-1-1-1-(1)-1] paralelas al margen anterior, dos o tres pares de setas paralelas al margen posterior [s-1-1-1-s], una hilera de setas pequeñas y finas regularmente distribuidas en los márgenes anterior y posterior, una hilera de setas cortas en los márgenes laterales y aproximadamente cinco pares de hileras longitudinales irregulares de pubescencia corta en el disco. Sutura del proepisterno visible. Apófisis prosternal redondeada. Margen anterior del prosterno con una hilera de setas largas y finas y entre seis y ocho pares de setas cortas paralelas a ella. Prosterno cubierto de pubescencia dispersa, ausente en los proepisternos. Mesoepisternos con un par de fosetas laterales leves, apenas hundidas. Metaepisternos con un par de fosetas laterales bien definidas en ambos sexos. **ÉLITROS** (Fig. 97 A): aproximadamente dos veces más largos (0,65-0,71 mm) que anchos (0,30-0,34 mm), subparalelos. Márgenes laterales con 19-21 dentículos bien definidos, progresivamente más leves hacia la zona posterior. Margen apical suavemente redondeado, con un par de dentículos muy fuertes asociados a la sutura media, apuntando hacia dentro y creando una nítida escotadura en el final de la sutura media. Ángulo humeral suavemente marcado. Disco aplanado, con carenas longitudinales laterales asociadas a la 7ª estría, sin alcanzar la zona apical. Superficie con microrreticulación subhexagonal irregular. Poros elitrales apenas visibles, algunos dispersos en la región escutelar, el disco y la 7ª estría. Órgano transversal escutelar con margen suavemente curvado o subtriangular. Un par de “ojales” ovales, junto a la base de los élitros. *Quetotaxia*: serie umbilicada con un grupo anterior de cuatro setas y un grupo posterior, en posición muy adelantada (aproximadamente a la mitad de la longitud elitral), de una seta (4+1). Un par de setas escutelares. Sin setas discales. Cinco o seis pares de hileras longitudinales de pubescencia discal corta. Orla apical de setas cortas. Márgenes laterales orlados con una seta corta en cada dentículo. **PATAS** (Fig. 97 B): similares en ambos sexos. Profémur, protibia, mesofémur y mesotibia sin caracteres especiales. Solapa metacoxal suavemente redondeada. Metatrocánteres redondeados. Metafémures sin caracteres especiales. Metatibias con la región distal fuertemente dilatada. Lado interno de los fémures liso. Tarsos claramente pentámeros en todas las patas. Uñas curvadas, simples. **ABDOMEN** (Fig. 97 B): cubierto por microrreticulación irregular. Espacio intermetacoxal no ensanchado. Sin fosetas ventrales. Último ventrito con un “cinturón” de microescultura escamosa y fina (cada escama con el borde fina e irregularmente serrado en ambos sexos), difuso o desdibujado en los laterales. Margen posterior sin muescas laterales y con aproximadamente seis pares de setas, sin dimorfismo sexual significativo: 1-s-s-1-s-s/m-s-1-s-s-1. **GENITALIA MASCULINA** (Fig. 97 C 1-4): Edeago con lóbulo medio falciforme (longitud: 0,20 mm); desviado a la derecha (orientado anatómicamente) en vista dorsal. Ápice subtriangular, corto y romo. Endofalo con escleritos irregulares, robustos, formando un conjunto de varillas complejo y ramificado, con proyecciones laterales curvadas.

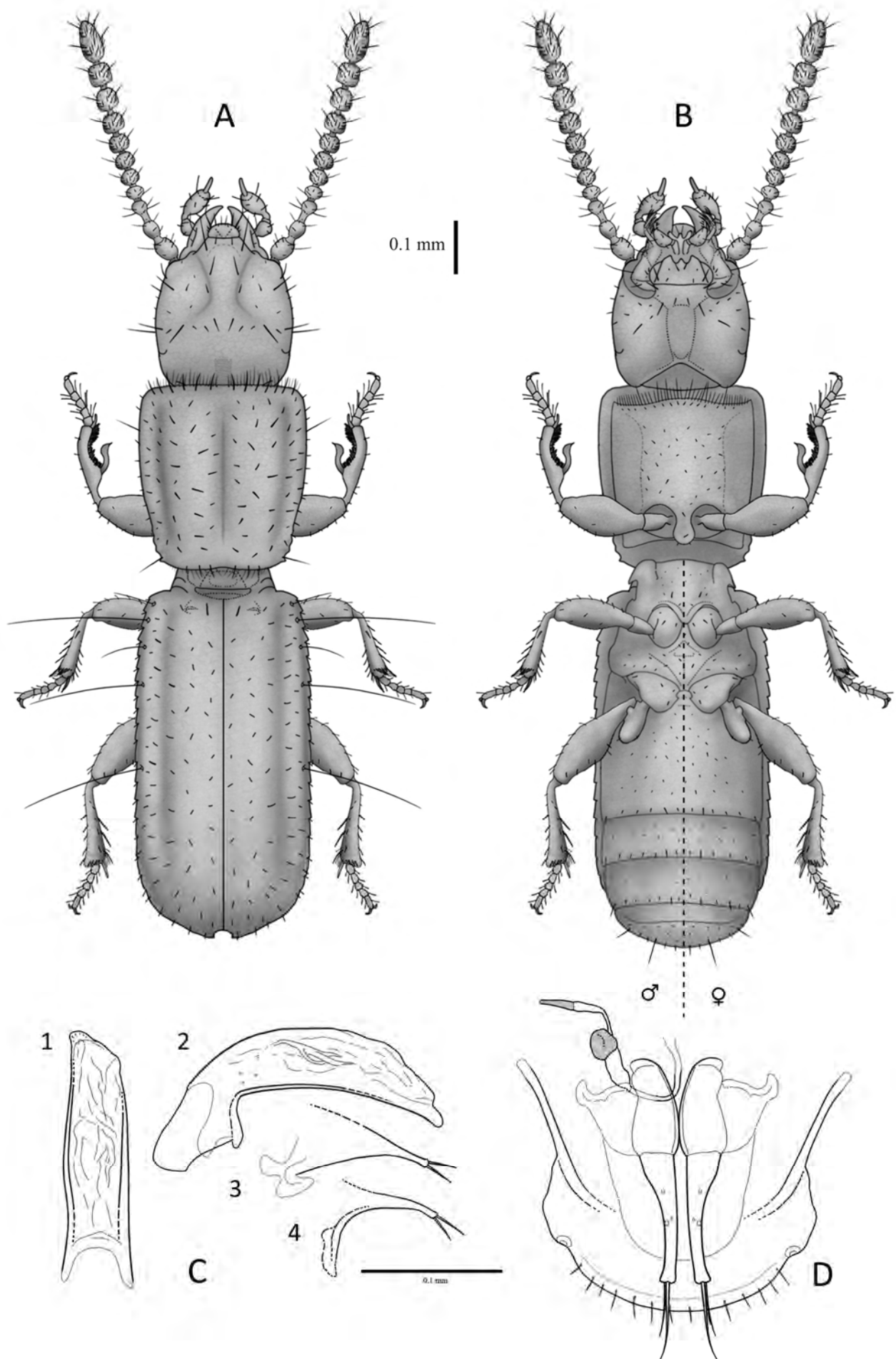


Fig. 97. *Typhlocharis gomesalvesi* Serrano & Aguiar, 2002. A.- *Habitus* dorsal. B.- *Habitus* ventral. Escala: 0.1 mm. C.- Genitalia masculina: 1) edeago en vista dorsal, 2) edeago en vista lateral, 3) parámero derecho, 4) parámero izquierdo. D.- Genitalia femenina. Escala: 0.1 mm.

Parámetros subtriangulares esbeltos, adelgazados distalmente, con dos setas apicales de tamaño medio. Esclerito anular (IX esterno abdominal) subtriangular-arqueado con margen apical proyectado, subrectangular y romo (modelo 8, Fig. 55). **GENITALIA FEMENINA** (Fig. 97 D): acorde al modelo general descrito por VIGNA-TAGLIANTI (1972). Gonocoxitos tubulares, con seta apical doble. Sin setas laterales, pero con poros dispersos. Gonosubcoxitos romos, redondeados. Conducto espermatecal de longitud media, dividido en dos tramos: uno proximal, fino (0,003 mm de diámetro) y uno distal, grueso (0,011 mm de diámetro). Espermateca subesférica irregular, tipo “gusiente seco” (longitud 0,020 mm). Glándula espermatecal cónica (longitud: 0,024 mm), distalmente esclerotizada. Armadura genital (segmento abdominal/terguito VIII) con margen liso y redondeado, cubierto por una hilera de setas finas; proyecciones laterales largas y finas.

***Typhlocharis gonzaloi* Ortuño, 2005**

Typhlocharis gonzaloi Ortuño: Ortuño, 2005: 640-642.

Locus Typicus: Pego, Alicante, España

Material estudiado:

PARATIPOS: 1 ♀ La Heredad (38° 48' N, 00° 07' O), Pego, Alicante, ESPAÑA, 06-04-1998, 200 m, V.M. Ortuño leg. (MHNG).

Diagnosis:

Coleóptero endógeo de pequeño tamaño, anoftalmo, con cuerpo estrecho y subrectangular cubierto de tegumento microrreticulado y pubescencia dispersa. Vértex con *pars stridens*. Élitros con dentículos de los márgenes muy leves. Margen apical con un par de dentículos pequeños, asociados a la 7ª estría. Órgano transversal escutelar en “D”. Serie umbilicada con siete setas (4+3). Abdomen con un par de fosetas en las hembras. Genitalia femenina con gonocoxitos tubulares robustos, con seta lateral; espermateca subesférica-irregular. Macho desconocido (Fig. 98).

Descripción:

Longitud 1,19 mm (hembra estudiada). Insecto anoftalmo, despigmentado, de color amarillo pálido a marrón. Tegumento pubescente y microrreticulado (Fig. 98). **CABEZA** (Fig. 98 A y B): más ancha (0,29 mm) que larga (0,23 mm), superficie microrreticulada (patrón subhexagonal). Órgano estridulador (*pars stridens*) en el vértex, en ambos sexos. Depresión semilunar posterolateral en ambos lados de la cápsula cefálica. Labro subrectangular, ángulos laterales suavemente redondeados, con una zona triangular central más esclerotizada. Clípeo con el margen anterior recto. Antenas moniliformes, con 11 antenómeros muy subcuadrados (**morfo 1**), el último piriforme. Pedúnculo del tercer antenómero moderadamente alargado (aproximadamente 0,74 veces la longitud del cuerpo del antenómero). *Sensilla coeloconica* (**sc**) en el último antenómero con un patrón de dos **sc** anterodorsales y una posterodorsal. Una **sc** ventral en los antenómeros 5º y 6º. Mandíbulas sin dientes terebrales. Labio sin características especiales, con un diente medio romo. Lígula con lóbulo medio suavemente curvado, bajo, y paraglosas cortas. Gula ancha, aproximadamente dos veces más larga que ancha. *Quetotaxia cefálica*: cinco pares de setas labrales (**s-l-m-s-m/m-s-m-l-s**), dos pares de clipeales (**l-s/s-l**), un par frontales, dos pares supraoculares (anterior y posterior), un par supraantennales, dos pares de occipitales y un par de genales, además de pubescencia. Labio con un par de setas cerca de la base del diente medio, un par de setas largas cerca de la base de los epilobios, un par de setas muy cortas cerca del ápice de los epilobios y dos pares de setas muy cortas cerca de la sutura posterior. Prebasilar con dos pares de setas cerca del margen anterior (el par lateral

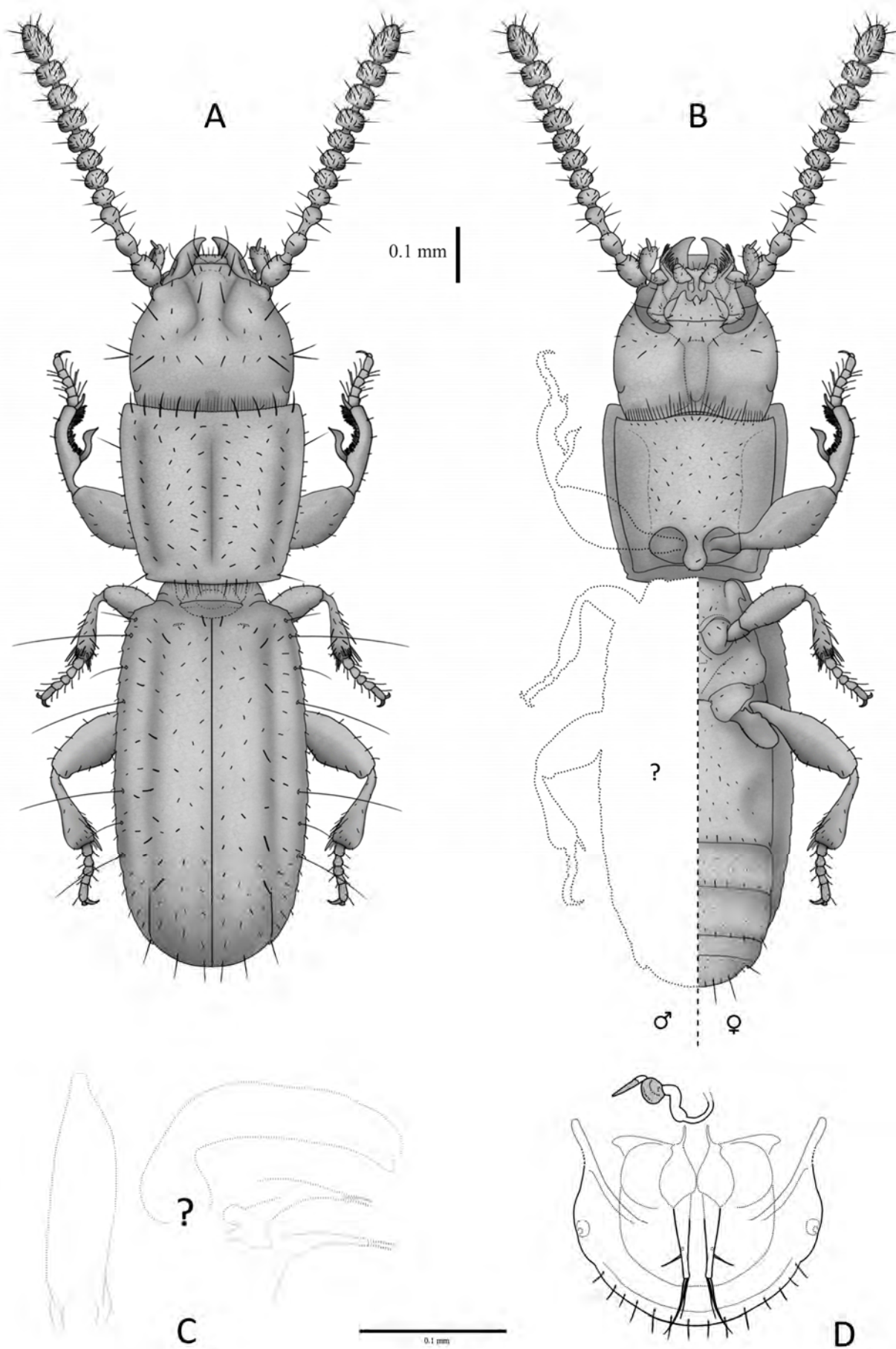


Fig. 98. *Typhlocharis gonzaloi* Ortuño, 2005. A.- *Habitus* dorsal. B.- *Habitus* ventral. Macho desconocido. Escala: 0.1 mm. C.- Genitalia masculina desconocida. D.- Genitalia femenina. Escala: 0.1 mm.

mucho más largo) y dos pares de setas (el par lateral mucho más largo) en la región posterior. **TÓRAX** (Fig. 98 A y B): Pronoto subtrapezoidal, de aspecto ancho (longitud: 0,31 mm, anchura: 0,32 mm), estrechado posteriormente. Margen anterior algo curvado hacia dentro, crenulación leve, sin hiato medial. Margen posterior recto o levemente curvado. Márgenes laterales con dos o tres dentículos posteriores muy leves, apenas insinuados. Superficie cubierta por microrreticulación subhexagonal. Disco aplanado, con una línea media y un par de surcos laterales longitudinales leves. *Quetotaxia*: un par de setas largas en el primer tercio de los márgenes laterales, un par de setas largas en los ángulos posteriores, una hilera de cuatro o cinco pares de setas [l-(l)-l-l-l-l-(l)-l] paralelas al margen anterior, dos o tres pares de setas paralelas al margen posterior [(s)-l-l-l-(s)], una hilera de setas pequeñas y finas regularmente distribuidas en los márgenes anterior y posterior, una hilera de setas cortas en los márgenes laterales y cuatro pares de hileras longitudinales de pubescencia corta en el disco. Sutura del proepisterno visible. Apófisis prosternal redondeada. Margen anterior del prosterno con una hilera de setas largas y finas y entre seis y ocho pares de setas cortas paralelas a ella. Prosterno cubierto de pubescencia dispersa, ausente en los proepisternos. Mesoepisternos apenas hundidos (sin fosetas); metaepisterno con fosetas suaves, en la base de las patas. **ÉLITROS** (Fig. 98 A): casi dos veces más largos (0,65 mm) que anchos (0,34 mm), subparalelos. Aproximadamente 18 dentículos muy leves en los márgenes laterales, casi imperceptibles a partir de la mitad de los élitros. Margen apical suavemente redondeado, con un par de dentículos, muy pequeños, asociado a la 7ª estría. Ángulo humeral muy suave. Disco aplanado, con carenas longitudinales laterales asociadas a la 7ª estría, formando unos surcos apreciables en el margen apical. Superficie con microrreticulación subhexagonal irregular. Poros elitrales casi indistinguibles, dispersos en disco y 7ª estría. Órgano transversal escutelar con margen recto y muy abierto, en “D”. Un par de “ojales” en forma de ranura junto a la base de los élitros. *Quetotaxia*: serie umbilicada con un grupo anterior de cuatro setas y uno posterior de tres (4+3). Un par de setas escutelares. Pubescencia discal no observable en el ejemplar estudiado, parece tener cinco hileras irregulares con algunas “pseudodiscals” en la tercera estría. Un par de setas apicales y dos de subapicales medio-largas. Márgenes laterales orlados con una seta corta por dentículo. **PATAS** (Fig. 98 B): Profémur, protibia, mesofémur y mesotibia sin caracteres especiales. Solapa metacoxal suavemente redondeada. Metatrocánteros redondeados. Metafémures suavemente angulosos, con la parte distal levemente globosa o dilatada y la parte proximal esbelta. Metatibias dilatadas distalmente. Una seta perpendicular muy corta en la zona distal del margen interno en las mesotibias (hembra estudiada). Lado interno de los fémures liso. Tarsos pentámeros en todas las patas. Uñas curvadas, simples. **ABDOMEN** (Fig. 98 B): cubierto por microrreticulación irregular. Espacio intermetacoxal ancho. Hembras con un par de fosetas ventrales profundas en el primer ventrito. Macho desconocido. Último ventrito con “cinturón” de microescultura escamosa y fina (cada escama con el borde fina e irregularmente serrado en ambos sexos), margen posterior con un par de muescas laterales y aproximadamente siete pares de setas: ? /s-l-s-l-s-s-l. **GENITALIA MASCULINA** (Fig. 98 C): desconocida. **GENITALIA FEMENINA** (Fig. 98 D): según el modelo descrito por VIGNA-TAGLIANTI (1972). Gonocoxitos tubulares cortos y robustos, con seta apical doble. Seta lateral en la zona media del gonocoxito, además de poros dispersos. Gonosubcoxitos suavemente apuntados, rematados por una proyección fina, “vermiforme”. Conducto espermatecal de longitud media, con dos regiones: una proximal, fina (0,003 mm de diámetro) y una distal, gruesa (0,007 mm de diámetro). Espermateca subsférica irregular (longitud 0,018 mm). Glándula espermatecal tubular-cónica (longitud: 0,021 mm), distalmente esclerotizada. Armadura genital (segmento abdominal/terguito VIII) con margen liso y redondeado, cubierto por una hilera de setas finas; proyecciones laterales de tamaño corto-medio, esbeltas.

cortas en los márgenes laterales y cuatro pares de hileras longitudinales irregulares de pubescencia corta en el disco. Sutura del proepisterno visible. Apófisis prosternal redondeada. Margen anterior del prosterno con una hilera de setas largas y finas y entre seis y ocho pares de setas cortas paralelas a ella. Prosterno con pubescencia dispersa, ausente en los proepisternos. Mesoepisternos con un par de fosetas laterales bien marcadas, ausentes en machos. Metaepisternos con un par de fosetas laterales profundas en las hembras, muy leves o ausentes en los machos. **ÉLITROS** (Fig. 99 A): casi dos veces más largos (0,62-0,70 mm) que anchos (0,31-0,34 mm), subparalelos. Márgenes laterales con 16-20 denticulos, bien definidos, más leves hacia la zona posterior. Margen apical redondeado, con un par de denticulos pequeños asociado a la 7ª estría; sin denticulos suturales, pero el vértice de la sutura es levemente anguloso. Ángulo humeral suavemente marcado. Disco aplanado, con carenas longitudinales laterales asociadas a la 7ª estría, formando unos surcos apreciables en el margen apical. Superficie con microrreticulación subhexagonal irregular. Poros elitrales pequeños, distinguibles en región escutelar, 7ª estría y parte del disco. Órgano transversal escutelar con margen festoneado. Un par de “ojales” ovalados junto a la base de los élitros. *Quetotaxia*: serie umbilicada con un grupo anterior de cuatro setas y uno posterior de tres (4+3). Par de setas escutelares indistinguible de la pubescencia circundante. Sin setas discales aparentes. Aproximadamente cinco pares de hileras longitudinales de pubescencia discal corta. Orla apical de setas cortas. Márgenes laterales orlados con una seta corta en cada denticulo. **PATAS** (Fig. 99 B): con dimorfismo sexual. Profémures suavemente angulosos, protibia, mesofémur y mesotibia sin caracteres especiales. Solapa metacoxal suavemente redondeada. Metatrocánteres redondeados. Metafémures suavemente angulosos. Metatibias muy dilatadas distalmente, con varias proyecciones dentiformes en la zona distal interna: la más distal muy fuerte y subtriangular, las siguientes (2 o 3) más leves, planas y truncadas. Hembras con el mismo patrón, pero suavizado. Ambos sexos tienen una seta perpendicular mediana en la zona distal interna. Lado interno de pro- y mesofémures con pequeñas escamas, liso en metafémures. Tarsos pentámeros en todas las patas. Uñas curvadas, simples. **ABDOMEN** (Fig. 99 B): cubierto por microrreticulación irregular. Espacio intermetacoxal ancho. Un par de fosetas ventrales en el primer ventrito, en ambos sexos, leves en machos y profundas en hembras. Machos con un tubérculo medial muy prominente en el margen posterior del primer ventrito, con dos pequeñas setas en su base. Último ventrito con un “cinturón” de microescultura escamosa y fina (cada escama con el borde fina e irregularmente serrado en ambos sexos), margen posterior con un par de muescas laterales y de cinco a siete pares de setas, con marcado dimorfismo sexual: **l-s-s-l-s-(s)/s-l-s-l-s-s-l**. **GENITALIA MASCULINA** (Fig. 99 C 1-4): Edeago con lóbulo medio falciforme (longitud: 0,18 mm); subrecto en vista dorsal. Ápice subtriangular romo, corto y estrecho, en forma de “cuello de botella”. Endofalo con escleritos cortos e irregulares, en forma de letra “τ” aplastada. Parámetros subtriangulares, con dos setas apicales de tamaño medio. Esclerito anular (IX esterno abdominal) subtriangular-arqueado, margen apical apenas proyectado, ancho, bajo y romo (modelo 18, Fig. 55). **GENITALIA FEMENINA** (Fig. 99 D): según lo descrito por VIGNA-TAGLIANTI (1972). Gonocoxitos tubulares cortos, robustos, con seta apical doble. Seta lateral en la parte distal del gonocoxito, además de varios poros. Gonosubcoxitos en forma de lágrima con una proyección distal acodada. Conducto espermatecal largo, con dos regiones: una proximal, fina (0,003 mm de diámetro) y una distal, gruesa (0,011 mm de diámetro). Espermateca esferoidal, grande y turgente (longitud 0,029 mm). Glándula espermatecal cónica (longitud: 0,017 mm), distalmente esclerotizada. Armadura genital (segmento abdominal/terguito VIII) con margen liso y redondeado, cubierto por una hilera de setas finas; proyecciones laterales de tamaño medio, finas; la membrana de la base del segmento se extiende a lo largo de la proyección.

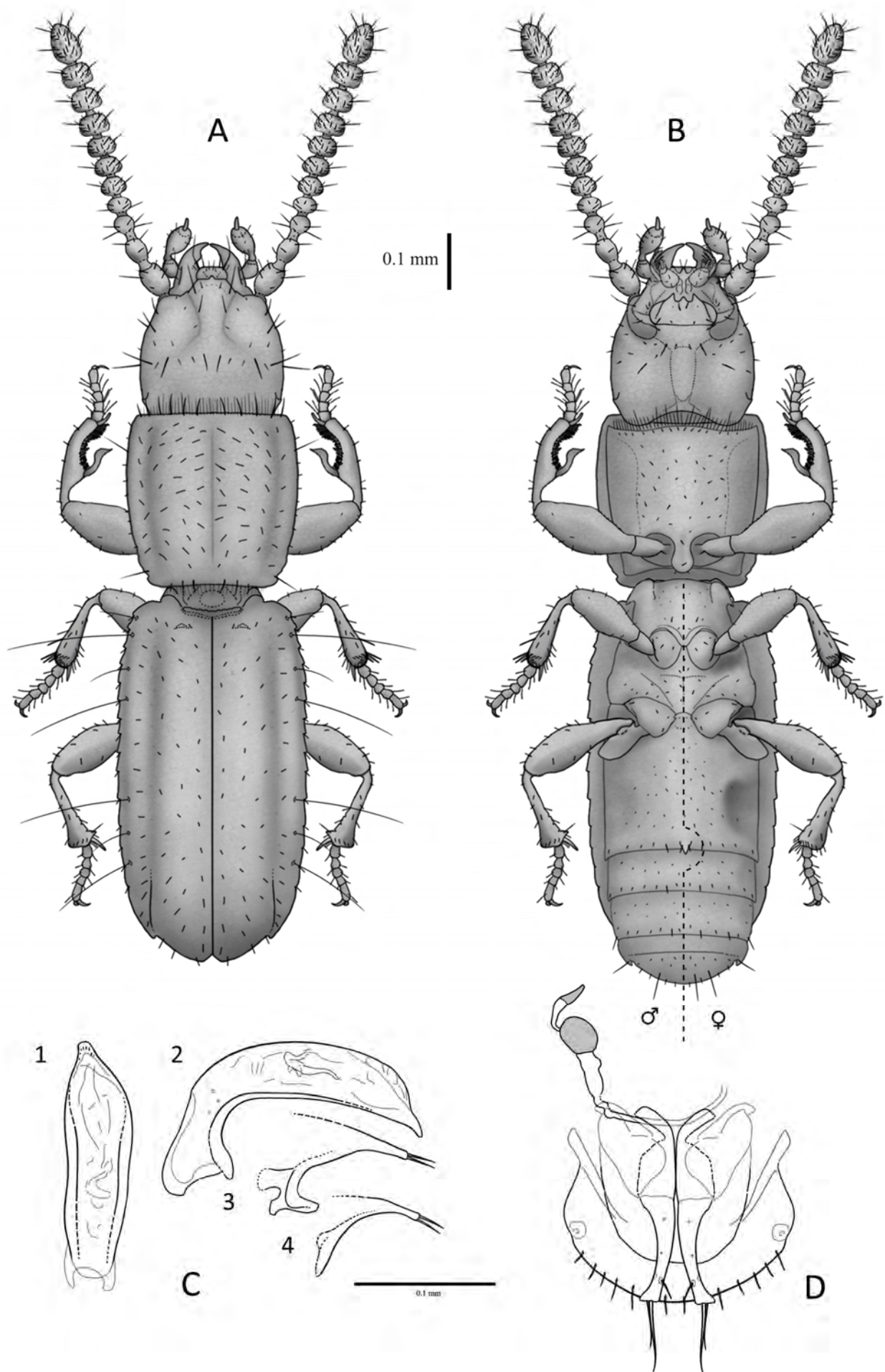


Fig. 99. *Typhlocharis passosi* Serrano & Aguiar, 2005. A.- *Habitus* dorsal. B.- *Habitus* ventral. Escala: 0.1 mm. C.- Genitalia masculina: 1) edeago en vista dorsal, 2) edeago en vista lateral, 3) parámetro derecho, 4) parámetro izquierdo. D.- Genitalia femenina. Escala: 0.1 mm.

***Typhlocharis fozcoaensis* Serrano & Aguiar, 2005**

Typhlocharis fozcoaensis Serrano & Aguiar: Serrano, Aguiar & Proença, 2005: 245-247.

Typhlocharis fozcoaensis Serrano & Aguiar: Aguiar & Serrano, 2013: 53.

Locus Typicus: Vila Nova de Foz Côa, Portugal

Material estudiado:

1♀, Vila Nova de Foz Côa (41° 01' N, 07° 10' O), PORTUGAL, 05-03-2003, A.R. Serrano leg. (Coll. A. Serrano, UL).

Diagnosis:

Coleóptero endógeo de pequeño tamaño, anoftalmo, con cuerpo estrecho y subrectangular cubierto de tegumento microrreticulado y pubescencia dispersa. Vértex con *pars stridens*. Clípeo con diente medio. Élitros con denticulos laterales fuertes, serrados, y dos pares de denticulos en el margen apical, asociados a la 7ª estría y a la sutura (angulosos); el final de la sutura es algo anguloso. Serie umbilicada con seis setas (4+2). Patas con dimorfismo sexual, meso- y metatibias con proyecciones dentiformes más desarrolladas en los machos. Abdomen con un par de fosetas ventrales profundas, en hembras. Edeago recurvado. Escleritos del endofalo cortos e irregulares. Genitalia femenina con gonocoxitos tubulares, con seta lateral; espermateca subesférica irregular, grande. Solo estudiadas hembras, datos del macho obtenidos de bibliografía (Fig. 100).

Descripción:

Longitud 1,40¹¹ mm (machos), 1,25 mm (hembras). Insecto anoftalmo, despigmentado, de color amarillo pálido a marrón. Tegumento pubescente y microrreticulado (Fig. 100). **CABEZA** (Fig. 100 A y B): más ancha (0,28 mm) que larga (0,25 mm), con superficie microrreticulada (patrón subhexagonal). Órgano estridulador (*pars stridens*) en el vértex, en ambos sexos. Depresión semilunar posterolateral en ambos lados de la cápsula cefálica. Labro subrectangular o suavemente redondeado, con una zona triangular central más esclerotizada. Clípeo con un diente medio en el margen anterior. Antenas moniliformes, con 11 antenómeros muy subcuadrados (**morfo 1**), el último piriforme. Pedúnculo del tercer antenómero corto. *Sensilla coeloconica* (**sc**) del último antenómero con un patrón de tres **sc** anterodorsales y una posterodorsal. Una **sc** ventral en los antenómeros 5º y 6º. Mandíbula derecha sin dientes terebrales, con reborde suave, mandíbula izquierda con reborde muy prominente, en solapa. Labio sin características especiales, con un diente medio romo. Lígula con lóbulo medio suavemente curvado, paraglosas largas. Gula ancha, casi dos veces más larga que ancha. *Quetotaxia cefálica*: seis pares de setas labrales (**s-s-l-m-s-m/m-s-m-l-s-s**), dos pares de clipeales (**l-s/s-l**), un par frontales, dos pares supraoculares (anterior y posterior), un par supraantennales, dos pares de occipitales y un par de genales, además de pubescencia dispersa. Labio con un par de setas cerca de la base del diente medio, un par de setas largas cerca de la base de los epilobios, un par de setas muy cortas cerca del ápice de los epilobios y un par de setas muy cortas cerca de la sutura posterior. Prebasilar con dos pares de setas (el par lateral mucho más largo) cerca del margen anterior y dos pares de setas (el par lateral mucho más largo) en la región posterior. **TÓRAX** (Fig. 100 A y B): Pronoto subtrapezoidal-subcuadrado, algo más largo (0,35 mm) que ancho (0,32 mm), poco estrechado posteriormente. Margen anterior recto o ligeramente sinuoso, con crenulación bien definida, sin hiato medial. Margen posterior subrecto. Márgenes laterales con tres o cuatro denticulos muy leves, apenas esbozados. Superficie cubierta por microrreticulación subhexagonal. Disco aplanado, con una línea media y un par de surcos laterales longitudinales leves. *Quetotaxia*: un par de setas largas en el primer tercio de los márgenes laterales, un par de setas largas en los ángulos posteriores, una hilera de cinco o seis pares de setas [**l-(l)-l-l-l-l/l-l-l-l-(l)-l**] paralelas al margen anterior, tres o cuatro pares de setas paralelas al margen posterior [**(s)-m-m-l/l-m-m-(s)**], una hilera de setas pequeñas y finas regularmente distribuidas en los márgenes anterior y posterior, una hilera de setas cortas en los márgenes laterales y cuatro pares de hileras longitudinales

¹¹ Medidas del macho tomadas del holotipo, descrito en SERRANO, AGUIAR & PROENÇA (2005).

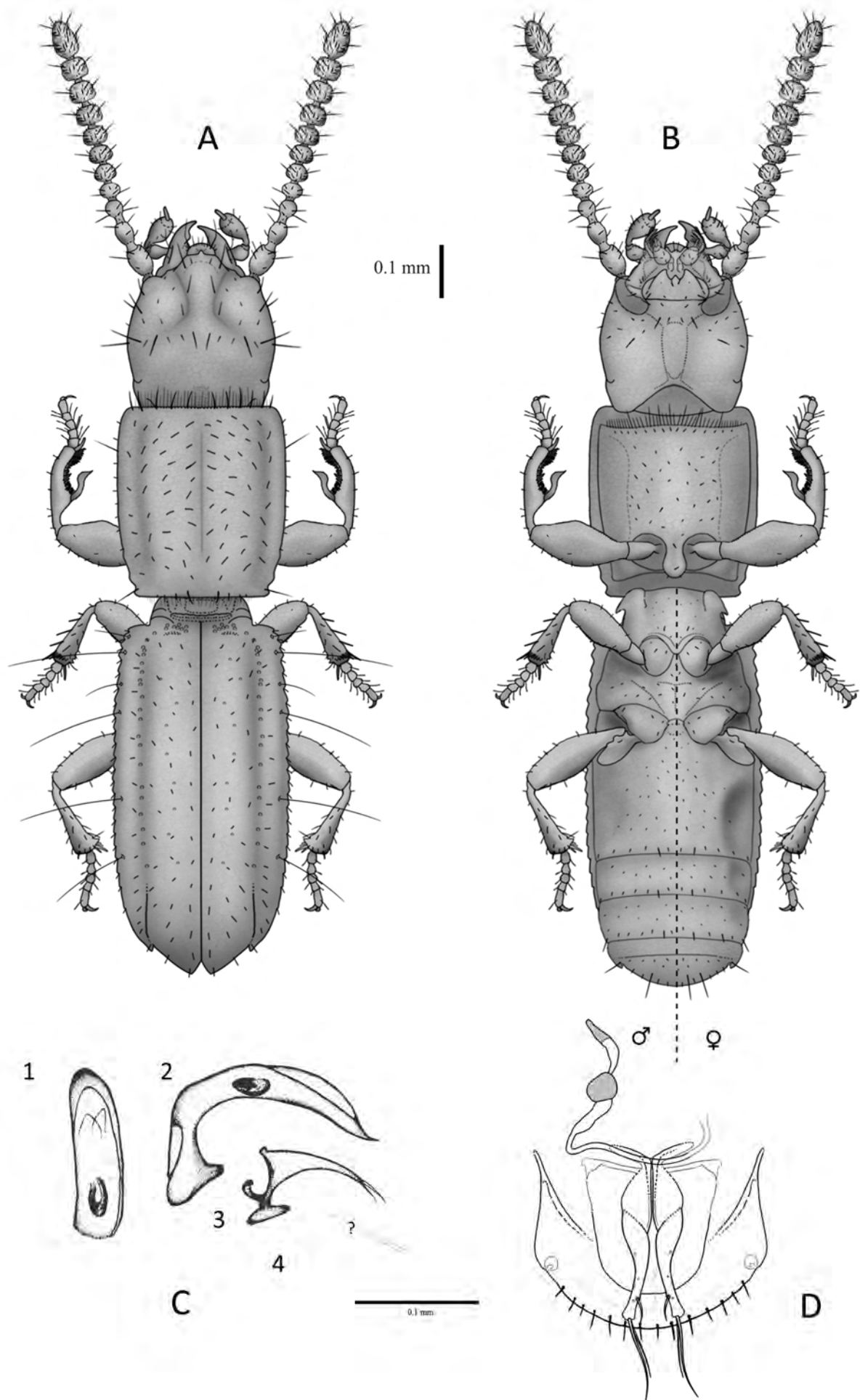


Fig. 100. *Typhlocharis fozcoaensis* Serrano & Aguiar, 2005. A.- *Habitus* dorsal. B.- *Habitus* ventral. Escala: 0.1 mm. C.- Genitalia masculina (modificada de SERRANO, AGUIAR & PROENÇA, 2005): 1) edeago en vista dorsal, 2) edeago en vista lateral, 3) parámetro derecho, 4) parámetro izquierdo. D.- Genitalia femenina. Escala: 0.1 mm.

irregulares de pubescencia corta en el disco. Sutura del proepisterno visible. Apófisis prosternal redondeada. Margen anterior del prosterno con una hilera de setas largas y finas y de seis a ocho pares de setas cortas paralelas a ella. Prosterno cubierto de pubescencia dispersa, ausente en los proepisternos. Mesoepisternos y metaepisternos con un par de fosetas laterales profundas en ambos sexos, algo más definidas en hembras. **ÉLITROS** (Fig. 100 A): casi dos veces más largos (0,65 mm) que anchos (0,33 mm), subparalelos. Márgenes laterales con 21-24 dentículos grandes, fuertes, algo romos, formando un borde serrado, progresivamente más leve, pero continuo hasta la zona posterior. Margen apical suavemente redondeado, con un par de dentículos asociado a la 7ª estría y un par de ángulos muy marcados junto a la sutura, sin formar verdaderos dentículos. Ángulo humeral suavemente marcado. Disco aplanado, con carenas longitudinales laterales asociadas a la 7ª estría, formando surcos apreciables en el margen apical. Superficie con microrreticulación subhexagonal irregular. Poros elitrales bien definidos en región escutelar y 7ª estría, leves y dispersos en el disco. Órgano transversal escutelar de margen irregular, festoneado. Un par de “ojales” en ranura junto a la base de los élitros. *Quetotaxia*: serie umbilicada con un grupo anterior de cuatro setas y uno posterior de dos (**4+2**). Par de setas escutelares apenas destacado de la pubescencia circundante. Sin setas discales aparentes. Cuatro o cinco pares de hileras longitudinales de pubescencia discal corta. Orla apical de setas cortas. Márgenes laterales orlados con una seta corta por dentículo. **PATAS** (Fig. 100 B): con dimorfismo sexual. Profémures suavemente angulosos, protibia y mesofémur sin caracteres especiales. Mesotibias con uno o dos pequeños dentículos en la zona distal del margen interno¹², más leves en hembras, acompañados por una seta mesotibial perpendicular muy corta. Solapa metacoxal suavemente redondeada. Metatrocánteres redondeados. Metafémures sin caracteres especiales. Metatibias con la región distal dilatada y con dos proyecciones dentiformes en la zona distal interna. Hembras con el mismo patrón, pero más suavizado. Ambos sexos tienen una seta metatibial perpendicular de longitud media en la zona distal interna. Lado interno de los fémures cubierto de pequeñas escamas protuberantes. Tarsos pentámeros en todas las patas. Uñas curvadas, simples. **ABDOMEN** (Fig. 100 B): cubierto por microrreticulación irregular. Espacio intermetacoxal medio-ancho. Un par de fosetas ventrales alargadas y profundas en el primer y segundo ventrito de hembras, muy leves o ausentes en machos¹². Último ventrito con un “cinturón” de microescultura escamosa y fina (cada escama con el borde fina e irregularmente serrado en ambos sexos), margen posterior con un par de muescas laterales y entre seis y ocho pares de setas, con un marcado dimorfismo sexual: l-s-s-l-s(s)¹²/s-l-s- l-s-s-s-l. **GENITALIA MASCULINA**¹² (Fig. 100 C 1-4): Edeago con lóbulo medio recurvado (longitud: 0,17 mm); más o menos recto en vista dorsal. Ápice subtriangular ancho y redondeado, espatulado. Endofalo con escleritos cortos e irregulares. Parámero derecho subtriangular, con dos setas apicales asimétricas, parámero izquierdo no observado. Esclerito anular (IX esterno abdominal) desconocido. **GENITALIA FEMENINA** (Fig. 100 D): según lo descrito por Vigna-Taglianti (1972). Gonocoxitos tubulares cortos, robustos, con seta apical doble. Seta lateral en la parte distal del gonocoxito, además de varios poros. Gonosubcoxitos en forma de lágrima con una proyección distal acodada. Conducto espermatecal muy largo, con dos tramos bien diferenciados: uno proximal, fino (0,004 mm de diámetro) y uno distal, grueso (0,010 mm de diámetro). Espermateca subesférica irregular, grande (longitud 0,023 mm). Glándula espermatecal tubular-cónica, grande (longitud: 0,023 mm), distalmente esclerotizada. Armadura genital (segmento abdominal/terguito VIII) con margen liso y redondeado o suavemente subtriangular, con una hilera de setas finas; proyecciones laterales de tamaño medio, finas; membrana de la base del segmento extendida a lo largo de la proyección.

¹² Información del macho tomada de SERRANO, AGUIAR & PROENÇA (2005).

***Typhlocharis carinata* Serrano & Aguiar, 2006**

Typhlocharis carinata Serrano & Aguiar: Serrano & Aguiar, 2006a: 10-11.

Typhlocharis carinata Serrano & Aguiar: Aguiar & Serrano, 2013: 53.

Locus Typicus: Odeceixe, Portugal

Material estudiado:

4♂♂, 4♀♀ Altura da Choca, Algarve, PORTUGAL, 03-02-2006, A.R. Serrano leg. (Coll. J.P. Zaballo, UCM).

Diagnosis:

Coleóptero endógeo de pequeño tamaño (pero muy grande para el género), anoftalmo, con cuerpo estrecho y paralelo con tegumento microrreticulado y pubescencia dispersa. Vértex con *pars stridens* fuertemente marcado. Mandíbulas hipertrofiadas. Pronoto subcuadrado con márgenes laterales arqueados. Apófisis prosternal en forma de lengüeta. Élitros sin setas escutelares, con cuatro pares de setas disciales. Hay un par de “denticulos” apicales angulosos, en el margen posterior, asociados a la sutura, además de un par de surcos apicales característicos. Serie umbilicada con ocho setas (4+4). Patas con dimorfismo sexual: machos con un denticulo grande en los profémures y mesotibias con una seta muy larga y fina. Abdomen con una carena central en el primer ventrito, en machos. Sin “cinturón” abdominal. Edeago falciforme atípico, con una cresta distal alta. Escleritos del endofalo horizontales, más o menos triangulares. Parámetros con setas apicales asimétricas, una pequeña y corta y otra larga en forma en sable. Genitalia femenina con gonocoxitos tubulares largos y arqueados; espermateca subesférica irregular (Fig. 101).

Descripción:

Longitud 2,25-2,35 mm (machos), 2,29-2,72 mm (hembras). Insecto anoftalmo, despigmentado, de color castaño oscuro. Tegumento pubescente y microrreticulado (Fig. 101). **CABEZA** (Fig. 101 A y B): más ancha (0,48-0,60 mm) que larga (0,38-0,45 mm), con microrreticulación subhexagonal. Órgano estridulador (*pars stridens*), fuertemente marcado, en la región del vértex, en ambos sexos. Depresión semilunar posterolateral en ambos lados de la cápsula cefálica. Labro subrectangular, con una zona triangular central más esclerotizada. Clípeo con margen anterior recto. Antenas moniliformes, esbeltas, con 11 antenómeros ovoides (morfo), el último piriforme. Pedúnculo del tercer antenómero alargado (aproximadamente 0,90 veces la longitud del cuerpo del antenómero). *Sensilla coeloconica* (sc) en el último antenómero distribuidas en un patrón de seis sc dorsales, en hilera y una sc laterodorsal. Una sc ventral en los antenómeros 5º y 6º. Mandíbulas hipertrofiadas, muy grandes y curvadas, con ápices afilados; sin dientes, pero con un borde cortante bien desarrollado, proyectado en forma de solapa en ambas mandíbulas. Labio sin características especiales, con un diente medio romo, a veces truncado en el ápice. Lígula con lóbulo medio muy prominente y paraglosas largas. Gula de tipo ancho, aproximadamente dos veces más larga que ancha. *Quetotaxia cefálica*: cinco o seis pares de setas labrales (s-(s)-l-m-s-m/m-s-m-l-(s)-s), dos pares de setas clipeales (l-s/s-l), un par de setas frontales, dos pares de setas supraoculares (anterior y posterior), un par de setas supraantenas, dos pares de setas occipitales y un par de setas genales, además de pubescencia dispersa. Labio con un par de setas cerca de la base del diente medio, un par de setas largas cerca de la base de los epilobios y dos pares de setas muy cortas cerca de la sutura posterior. Prebasilar con dos pares de setas (el par lateral mucho más largo) cerca del margen anterior y dos pares de setas (el par lateral mucho más largo) en la región posterior, además de varias setas muy cortas irregularmente distribuidas por su superficie, variable en distintos individuos. **TÓRAX** (Fig. 101 A y B): Pronoto subcuadrado, más largo (0,65-0,79 mm) que ancho (0,55-0,72 mm) un poco estrechado en la parte posterior. Margen anterior recto o suavemente sinuoso, con crenulación fuertemente marcada, con hiato medial (aproximadamente tan ancho como tres espacios entre las setas adyacentes). Margen posterior sinuoso. Márgenes laterales arqueados, con tres o cuatro denticulos, romos e irregulares, separados de los ángulos posteriores por una muesca pronunciada característica. Superficie cubierta por microrreticulación subhexagonal. Disco aplanado,

con una línea media y un par de surcos laterales longitudinales leves. *Quetotaxia*: un par de setas largas en el primer tercio de los márgenes laterales, un par de setas largas en los ángulos posteriores, una hilera de aproximadamente cinco pares de setas [1-1-1-1/1-1-1-1] paralelas al margen anterior, dos pares de setas paralelas al margen posterior [1-s/s-1], una hilera de setas pequeñas y finas regularmente distribuidas en los márgenes anterior y posterior, una hilera de setas cortas en los márgenes laterales y cinco pares de hileras longitudinales de pubescencia en el disco. Sutura del proepisterno visible. Apófisis prosternal estrecha y alargada, en forma de lengüeta. Margen anterior del prosterno con una hilera de setas largas y finas y aproximadamente once pares de setas cortas paralelas a ella. Prosterno cubierto de pubescencia dispersa, ausente en los proepisternos. Mesoepisternos apenas hundidos (sin fosetas); metaepisterno con fosetas suaves en ambos sexos, asociadas a la articulación de las patas. **ÉLITROS** (Fig. 101 A): entre 1,7 o 1,9 veces más largos (1,20-1,48 mm) que anchos (0,65-0,82 mm), subparalelos. Márgenes laterales con aproximadamente 23 dentículos romos, progresivamente más leves hacia la zona posterior, apenas pronunciados en el último tercio. Margen apical suavemente sinuoso, con ángulos terminales de la sutura muy marcados, triangulares (en algunos ejemplares casi formando un dentículo), un par de surcos o lunetas apicales características y cubierto de serie de rugosidades escamosas o “microdentículos”. Disco aplanado, con carenas longitudinales laterales asociadas a la 7ª estría sin alcanzar la zona apical. Superficie con microrreticulación subhexagonal irregular. Generalmente sin poros elitrales, puede verse alguno disperso a lo largo de la 7ª estría. Órgano transversal escutelar con margen recto, la sutura se extiende hasta la zona lateral. Un par de “ojales” junto a la base de los élitros. *Quetotaxia*: serie umbilicada formada por un grupo anterior y un grupo posterior de cuatro setas cada uno (4+4). Sin setas escutelares destacadas. Cuatro pares de setas disciales (un par anterior, un par medio y dos posteriores). Cinco o seis pares de hileras longitudinales de pubescencia discal corta. Un par de subapicales largas, par apical fino y corto. Márgenes laterales orlados con una seta corta en cada dentículo. **PATAS** (Fig. 101 B): con dimorfismo sexual. Profémures de los machos con un dentículo grande, estrecho y protuberante en el margen interno, ausente en hembras. Protibia y mesofémur sin caracteres especiales, mesotibia larga y esbelta. Solapa metacoxal suavemente redondeada. Metatrocánteres redondeados. Metafémures sin caracteres especiales y metatibias largas y esbeltas, con la región distal apenas dilatada. Lado interno de los fémures cubierto de protuberancias en distinto grado: muy fuertes y marcadas, en forma de tubérculos en los profémures; más leves en mesofémures y ausentes en los metafémures. En los machos, aparece una seta mesotibial, muy larga y fina, en posición subterminal interna, también poseen una seta metatibial perpendicular muy corta. Tarsos claramente pentámeros en todas las patas. Uñas curvadas, simples, esbeltas y alargadas. **ABDOMEN** (Fig. 101 B): cubierto por microrreticulación irregular. Espacio intermetacoxal no ensanchado. Fosetas ventrales leves en el primer y segundo ventrito de las hembras, ausentes en machos. El primer ventrito de los machos presenta una carena longitudinal media bien marcada. Último ventrito sin “cinturón” abdominal, margen posterior sin muescas laterales y con un patrón de seis o siete pares de setas, con cierto dimorfismo: **m-m-s-l-s-m/m-s-l-s-s-m-m**. **GENITALIA MASCULINA** (Fig. 101 C 1-4): Edeago con lóbulo medio falciforme atípico (longitud: 0,31 mm), lámina basal suavemente arqueada y muy alta en la zona distal, la cutícula se prolonga en una amplia cresta lateral redondeada. Se desvía levemente a la derecha (orientado anatómicamente) en vista dorsal, forzado por la presencia de la cresta distal. Ápice ancho, romo y redondeado. Endofalo con piezas esclerotizadas subtriangulares horizontales, alargadas y finas hacia la zona posterior. Parámetros subtriangulares, con dos setas apicales, asimétricas: una pequeña y fina y la otra muy larga, con forma de sable. Esclerito anular (IX esterno abdominal) subtriangular, se estrecha

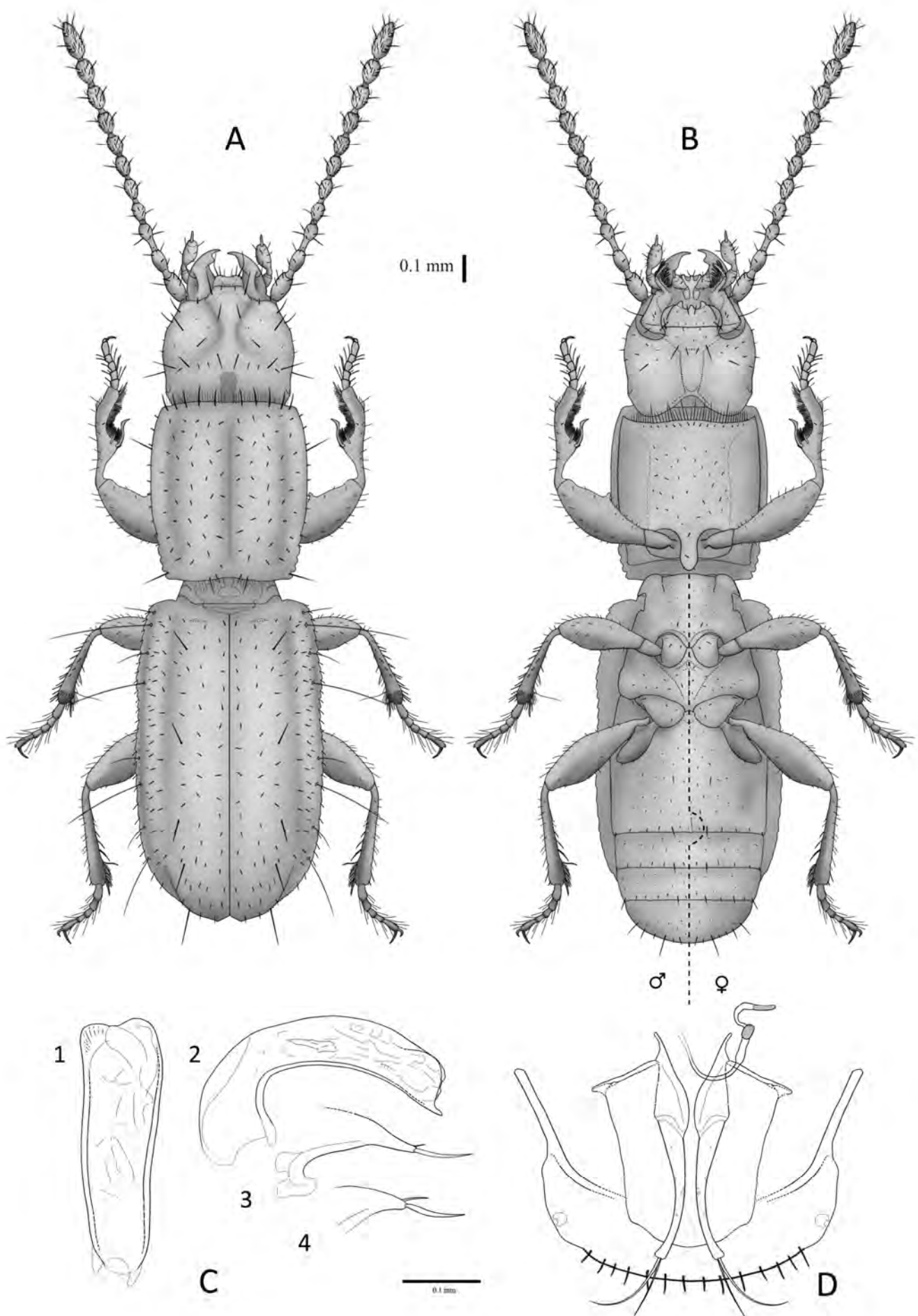


Fig. 101. *Typhlocharis carinata* Serrano & Aguiar, 2006. A.- *Habitus* dorsal. B.- *Habitus* ventral. Escala: 0.1 mm. C.- Genitalia masculina: 1) eedeago en vista dorsal, 2) eedeago en vista lateral, 3) parámero derecho, 4) parámero izquierdo. D.- Genitalia femenina. Escala: 0.1 mm.

gradualmente hasta acabar en una proyección apical estrecha y larga (modelo 6, Fig. 55). **GENITALIA FEMENINA** (Fig. 101 D): según el modelo general descrito por VIGNA-TAGLIANTI (1972). Gonocoxitos tubulares muy largos, esbeltos y arqueados, con seta apical doble. Sin setas laterales, pero con varios poros en el gonocoxito. Gonosubcoxitos agudos, en punta. Conducto espermatecal medio-largo, con un tramo proximal, fino (0,005 mm de diámetro) y uno distal, grueso (0,009 mm de diámetro). Espermateca subesférica irregular (longitud 0,020 mm). Glándula espermatecal tubular-cónica (longitud: 0,028 mm), distalmente esclerotizada. Armadura genital (segmento abdominal/terguito VIII) con margen liso y redondeado, cubierto por una hilera de setas finas; proyecciones laterales largas y finas.

***Typhlocharis paulinoi* Serrano & Aguiar, 2006**

Typhlocharis paulinoi Serrano & Aguiar: Serrano & Aguiar, 2006a: 14-16.

Typhlocharis paulinoi Serrano & Aguiar: Serrano & Aguiar, 2008b: 786.

Typhlocharis paulinoi Serrano & Aguiar: Aguiar & Serrano, 2013: 54.

Locus Typicus: Alcoutim, Portugal

Material estudiado:

3♂♂, 3♀♀ Fernão Vaz, Baixo Alentejo, PORTUGAL, 31-01-2006, A.R. Serrano leg. (Coll. J.P. Zaballos, UCM). 2♂♂ (1424409, 1424410), 2♀♀ (1424408, 1424411) Rio Mira, ctra IC1 (37° 33' N, 08° 15' O), Alentejo, PORTUGAL, 28-03-2014, 196 m, S. Pérez & J. P. Zaballos leg. (Coll. C. Andújar, NHM).

Diagnosis:

Coleóptero endógeo de pequeño tamaño, anoftalmo, con cuerpo estrecho y paralelo con tegumento microrreticulado y pubescencia dispersa. Vértex con *pars stridens* fuertemente marcado. Mandíbulas hipertrofiadas. Pronoto subcuadrado con márgenes laterales arqueados. Apófisis prosternal en forma de lengüeta. Élitros sin setas escutelares, con cuatro o cinco pares de setas discales. Margen apical sin denticulos, pero con microdenticulos y un par de surcos apicales característicos. Serie umbilicada con ocho setas (4+4). Patas con dimorfismo sexual: machos con una seta muy larga y fina en las mesotibias. Sin “cinturón” abdominal. Edeago falciforme atípico, alto y acodado, con dos crestas laterales en la zona distal, formando un ápice muy característico. Escleritos del endofalo horizontales, más o menos triangulares, con forma de “clavo”. Parámeros con setas apicales largas y asimétricas, la inferior más larga y en forma en sable. Genitalia femenina con gonocoxitos tubulares largos y arqueados; espermateca subesférica irregular u ovoide (Fig. 102).

Descripción:

Longitud 1,53-1,57 mm (machos), 1,44-1,45 mm (hembras). Insecto anoftalmo, despigmentado, de color castaño. Tegumento pubescente y microrreticulado. (Fig. 102). **CABEZA** (Fig. 102 A y B): más ancha (0,30-0,35 mm) que larga (0,25-0,28 mm), con microrreticulación subhexagonal. Órgano estridulador (*pars stridens*), fuertemente marcado, en la región del vértex, en ambos sexos. Depresión semilunar posterolateral en ambos lados de la cápsula cefálica. Labro subrectangular o suavemente escotado, con márgenes redondeados y una zona triangular central más esclerotizada. Clípeo con margen anterior recto. Antenas moniliformes, con 11 antenómeros subovoides (**morfo 1**), el último piriforme. Pedúnculo del tercer antenómero alargado (aproximadamente 0,71 veces la longitud del cuerpo del antenómero). *Sensilla coeloconica* (**sc**) en el último antenómero con disposición variable y frecuentemente diferente incluso en las antenas del mismo individuo, generalmente con cinco o seis **sc** alineadas dorsalmente, a veces divididas en un grupo anterior de cuatro o cinco **sc** y un grupo posterior de una o dos **sc**. Una **sc** ventral en los antenómeros 5° y 6°. Mandíbulas suavemente hipertrofiadas, grandes y curvas, con ápices afilados; sin dientes, pero con un borde cortante bien desarrollado, en la mandíbula izquierda proyectado “en solapa”. Labio sin características especiales, con un diente medio

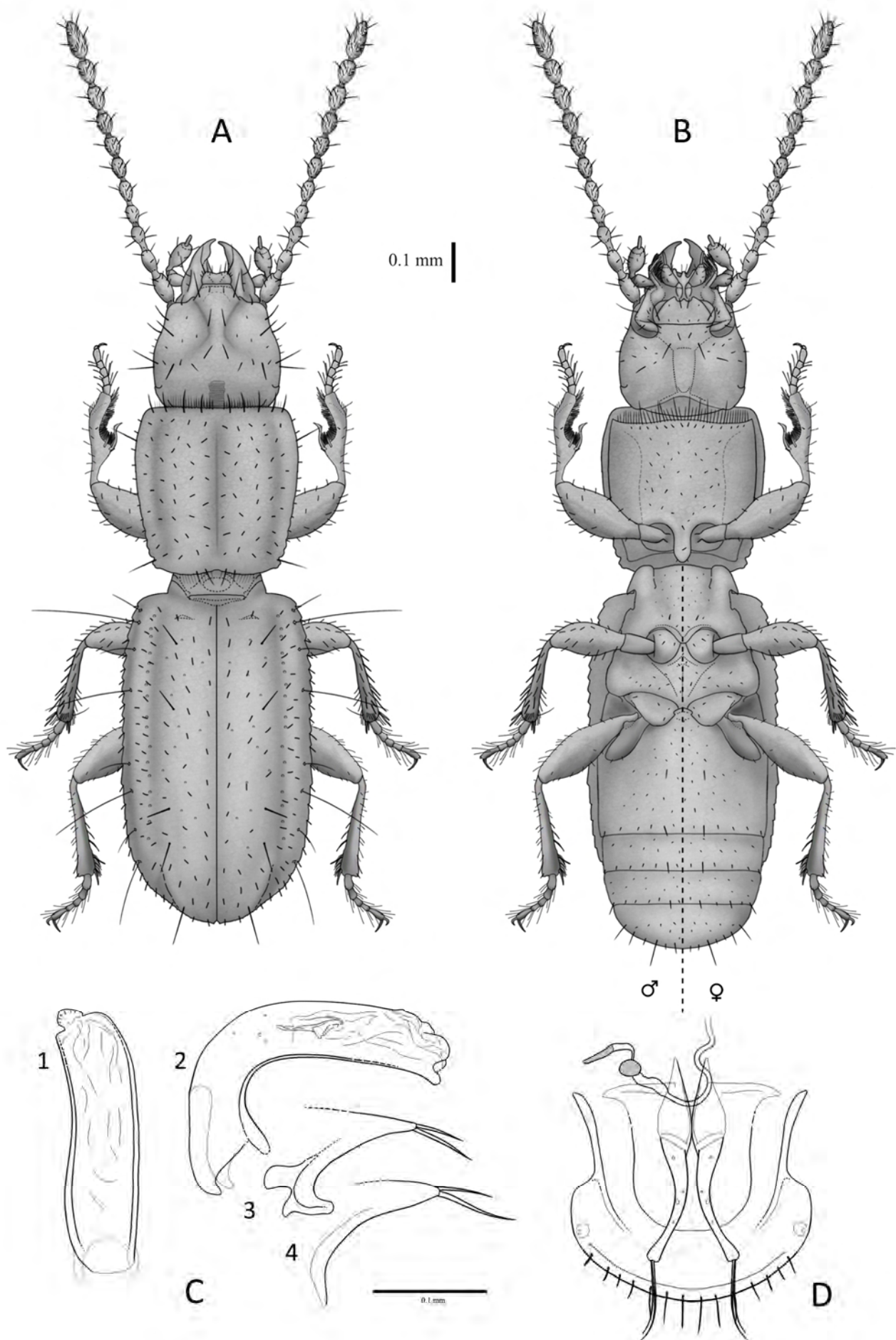


Fig. 102. *Typhlocharis paulinoi* Serrano & Aguiar, 2006. A.- *Habitus* dorsal. B.- *Habitus* ventral. Escala: 0.1 mm. C.- Genitalia masculina: 1) edeago en vista dorsal, 2) edeago en vista lateral, 3) parámero derecho, 4) parámero izquierdo. D.- Genitalia femenina. Escala: 0.1 mm.

romo. Lígula, con lóbulo medio curvo, a veces muy prominente y paraglosas de longitud media-larga. Gula de tipo ancho, aproximadamente dos veces más larga que ancha, suturas casi paralelas entre sí. *Quetotaxia cefálica*: seis pares de setas labrales (**s-s-l-m-s-m/m-s-m-l-s-s**), dos pares de setas clipeales (**l-s/s-l**), un par de setas frontales, dos pares de setas supraoculares (anterior y posterior), un par de setas supraantennales, dos pares de setas occipitales y un par de setas genales, además de pubescencia dispersa. Labio con un par de setas cerca de la base del diente medio, un par de setas largas cerca de la base de los epilobios, y uno o dos pares de setas muy cortas cerca de la sutura posterior. Prebasilar con un par de setas laterales largas cerca del margen anterior, un par de setas laterales muy cortas en la zona media y dos pares de setas (el par lateral mucho más largo, el par medial muy adelantado) en la región posterior, con distribución variable entre individuos, en ocasiones aparecen setas supernumerarias. **TÓRAX** (Fig. 102 A y B): Pronoto subcuadrado, ligeramente más largo (0,39-0,44 mm) que ancho (0,38-0,43 mm) un poco estrechado en la parte posterior. Margen anterior recto o suavemente curvado hacia dentro, crenulado, con hiato medial (aproximadamente tan ancho como tres espacios entre las setas adyacentes). Margen posterior fuertemente sinuoso. Márgenes laterales suavemente arqueados, con dos o tres dentículos, romos e irregulares, cerca de los ángulos posteriores. Superficie cubierta por microrreticulación subhexagonal. Disco aplanado, con una línea media y un par de surcos laterales longitudinales leves. *Quetotaxia*: un par de setas largas en el primer tercio de los márgenes laterales, un par de setas largas en los ángulos posteriores, una hilera de cuatro o cinco pares de setas [**l-(l)-l-l-l/l-l-l-(l)-l**] paralelas al margen anterior, dos pares de setas paralelas al margen posterior [**l-l-l**], una hilera de setas pequeñas y finas regularmente distribuidas en los márgenes anterior (robustas) y posterior, una hilera de setas cortas en los márgenes laterales y cinco pares de hileras longitudinales de pubescencia en el disco. Sutura del proepisterno visible. Apófisis prosternal estrecha y alargada, en forma de lengüeta. Margen anterior del prosterno con una hilera de setas largas y finas y entre seis y ocho pares de setas cortas paralelas a ella. Prosterno cubierto de pubescencia dispersa, ausente en los proepisternos. Mesoepisternos apenas hundidos (sin fosetas); metaepisterno con fosetas moderadamente marcadas, algo más profundas en las hembras. **ÉLITROS** (Fig. 102 A): aproximadamente 1,8 veces más largos (0,80-0,87 mm) que anchos (0,40-0,46 mm), subparalelos. Márgenes laterales con 18-20 dentículos de aspecto serrado, romos, progresivamente más leves hacia atrás. Margen apical suavemente sinuoso, con un par de surcos o lunetas apicales características; el final de la sutura media puede formar un ángulo fuertemente pronunciado, sin llegar a verdaderos dentículos; el margen está cubierto de pequeñas escamas protuberantes (“microdentículos”). Disco aplanado, con carenas longitudinales laterales asociadas a la 7ª estría sin alcanzar la zona apical. Superficie con microrreticulación subhexagonal irregular. Poros elitrales pequeños, pero bien definidos, distribuidos por el disco y a lo largo de la 7ª estría. Órgano transversal escutelar con margen recto, la sutura se extiende hasta la zona lateral. Un par de “ojales” junto a la base de los élitros. *Quetotaxia*: serie umbilicada formada por un grupo anterior y un grupo posterior de cuatro setas cada uno (**4+4**). Sin setas escutelares destacadas. Cuatro, a veces cinco, pares de setas discales (un par anterior, uno o dos pares medios y dos posteriores). Cinco o seis pares de hileras longitudinales de pubescencia discal corta. Un par de subapicales largas, par apical fino y corto. Márgenes laterales orlados con una seta corta en cada dentículo. **PATAS** (Fig. 102 B): con dimorfismo sexual. Profémur, protibia y mesofémur sin caracteres especiales. Mesotibias largas y esbeltas. Solapa metacoxal suavemente redondeada. Metatrocánteres redondeados. Metafémures sin caracteres especiales y metatibias largas y esbeltas, con la región distal apenas dilatada. Lado interno de los fémures liso. En los machos, aparece una seta mesotibial, muy larga y fina, en posición subterminal interna. Tarsos claramente pentámeros en todas las patas. Uñas

curvadas, simples. **ABDOMEN** (Fig. 102 B): cubierto por microrreticulación irregular. Espacio intermetacoxal no ensanchado. Sin fosetas ventrales. Último ventrito sin “cinturón” abdominal, margen posterior sin muescas laterales y con un patrón de seis o siete pares de setas, con cierto dimorfismo sexual: **m-m-s-l-s-m/s-(s)-l-s-s-m-m**. **GENITALIA MASCULINA** (Fig. 102 C 1-4): Edeago con lóbulo medio falciforme atípico (longitud: 0,22 mm), alto y muy acodado, con la lámina media y el bulbo basal formando un ángulo recto. La zona distal del edeago se dilata formando dos crestas laterales subparalelas. El edeago se curva suavemente hacia la derecha (orientado anatómicamente) en vista dorsal. Ápice muy característico, con una proyección corta y redondeada, estrangulada en su base, coincidiendo con el final de las mencionadas crestas laterales. Endofalo con piezas esclerotizadas subtriangulares horizontales, alargadas y finas hacia posterior, con forma de “muleta” o “clavo”. Parámetros subtriangulares, con dos setas apicales largas y asimétricas, la inferior siempre más larga y en forma de sable, especialmente en el parámetro izquierdo. Esclerito anular (IX esterno abdominal) subtriangular con una proyección apical subrectangular, estrecha, larga y suavemente ladeada o curvada (modelo 5, Fig. 22). **GENITALIA FEMENINA** (Fig. 102 D): acorde al modelo general descrito por VIGNA-TAGLIANTI (1972). Gonocoxitos tubulares muy largos, esbeltos y arqueados, con seta apical doble. Sin setas laterales, con poros dispersos por el gonocoxito. Gonosubcoxitos agudos, en punta. Conducto espermatecal largo, con un tramo proximal fino (0,004 mm de diámetro) y uno distal grueso (0,009 mm de diámetro). Espermateca subesférica irregular u ovoide (longitud 0,019 mm). Glándula espermatecal tubular-cónica (longitud: 0,029 mm), distalmente esclerotizada. Armadura genital (segmento abdominal/terguito VIII) con margen liso y redondeado, cubierto por una hilera de setas finas; proyecciones laterales largas y finas.

***Typhlocharis bivari* Serrano & Aguiar, 2006**

Typhlocharis bivari Serrano & Aguiar: Serrano & Aguiar, 2006b: 224-226.

Typhlocharis bivari Serrano & Aguiar: Aguiar & Serrano, 2013: 52.

Locus Typicus: Carvalhal, Alcobça, Portugal

Material estudiado:

PARATIPOS: 1♂, Carvalhal (39° 32' N, 08° 55' O), Alcobça, PORTUGAL, 30-01-2002, A.R. Serrano leg. (Coll. A. Serrano, UL); 1♀, mismos datos, A.R. Serrano leg. (Coll. J.P. Zaballo, UCM).

Diagnosis:

Coleóptero endógeo de pequeño tamaño, anoftalmo, con cuerpo estrecho y subrectangular cubierto de tegumento microrreticulado y pubescencia dispersa. Vértex con *pars stridens*. Clípeo con diente medio. Élitros con un par de dentículos en el margen apical, asociados a la 7ª estría; el final de la sutura puede ser anguloso. Serie umbilicada con siete setas (4+3). Patas con dimorfismo sexual, pro- y metafémures más angulosos en machos, metatibias dilatadas distalmente y con proyecciones dentiformes más desarrolladas en los machos. Abdomen con un par de fosetas ventrales profundas, en hembras; los machos presentan un tubérculo medial muy prominente. Edeago falciforme. Escleritos del endofalo en forma de letra “τ”. Genitalia femenina con gonocoxitos tubulares, con seta lateral; espermateca subesférica irregular (Fig. 103).

Descripción:

Longitud 1,10 mm (machos), 1,26 mm (hembras). Insecto anoftalmo, despigmentado, de color amarillo pálido a marrón. Tegumento pubescente y microrreticulado (Fig. 103). **CABEZA** (Fig. 103 A y B): más ancha (0,26-0,30 mm) que larga (0,23-0,25 mm), con superficie microrreticulada (patrón subhexagonal). Órgano estridulador (*pars stridens*) en la región del vértex, en ambos sexos. Depresión semilunar posterolateral en ambos lados

de la cápsula cefálica. Labro subrectangular, con una zona triangular central más esclerotizada. Clípeo con un diente medio en el margen anterior. Antenas moniliformes, con 11 antenómeros muy subcuadrados (**morfo 1**), el último piriforme. Pedúnculo del tercer antenómero corto. *Sensilla coeloconica* (**sc**) del último antenómero distribuidas en un patrón de tres **sc** anterodorsales y una posterodorsal. Una **sc** ventral en los antenómeros 5º y 6º. Mandíbula derecha sin dientes terebrales, con reborde suave, mandíbula izquierda con reborde muy prominente, proyectado en forma de solapa. Labio sin características especiales, con un diente medio romo. Lígula con lóbulo medio curvado y paraglosas largas. Gula de tipo ancho, aproximadamente dos veces más larga que ancha. *Quetotaxia cefálica*: cinco pares de setas labrales (**s-l-m-s-m/m-s-m-l-s**), dos pares de setas clipeales (**l-s/s-l**), un par frontales, dos pares supraoculares (anterior y posterior), un par supraantennales, dos pares de setas occipitales y un par de setas genales, además de pubescencia dispersa por toda la cápsula cefálica a excepción del cuello. Labio con un par de setas cerca de la base del diente medio, un par de setas largas cerca de la base de los epilobios, un par de setas muy cortas cerca del ápice de los epilobios y un par de setas muy cortas cerca de la sutura posterior. Prebasilar con dos pares de setas (el par lateral mucho más largo) cerca del margen anterior y dos pares de setas (el par lateral mucho más largo) en la región posterior, con cierta variabilidad individual. **TÓRAX** (Fig. 103 A y B): Pronoto subtrapezoidal-subcuadrado, aproximadamente igual de largo (0,30-0,35 mm) que ancho (0,29-0,33 mm), algo estrechado en la parte posterior. Márgenes anterior y posterior rectos o suavemente curvados. Margen anterior levemente crenulado, sin hiato medial. Márgenes laterales arqueados, con dos o tres dentículos romos y leves. Superficie cubierta por microrreticulación subhexagonal. Disco aplanado, con una línea media y un par de surcos laterales longitudinales leves. *Quetotaxia*: un par de setas largas en el primer tercio de los márgenes laterales, un par de setas largas en los ángulos posteriores, una hilera de cuatro o cinco pares de setas [**l-l-l-l-l-l-l-l**] paralelas al margen anterior, dos pares de setas paralelas al margen posterior [**l-l-l**], una hilera de setas pequeñas y finas regularmente distribuidas en los márgenes anterior y posterior, una hilera de setas cortas en los márgenes laterales y cuatro pares de hileras longitudinales irregulares de pubescencia corta en el disco. Sutura del proepisterno visible. Apófisis prosternal redondeada. Margen anterior del prosterno con una hilera de setas largas y finas y entre seis y ocho pares de setas cortas paralelas a ella. Prosterno cubierto de pubescencia dispersa, ausente en los proepisternos. Mesoepisternos y metaepisterno con fosetas suaves en ambos sexos, asociadas a la articulación de las patas. **ÉLITROS** (Fig. 103 A): aproximadamente dos veces más largos (0,57-0,66 mm) que anchos (0,30-0,34 mm), subparalelos. Márgenes laterales con 19-20 dentículos, bien definidos sólo en el tercio anterior, progresivamente más leves hasta ser prácticamente inapreciables. Margen apical suavemente redondeado, con un par de dentículos pequeños asociado a la 7ª estría; sin dentículos suturales, pero el vértice de la sutura puede ser levemente anguloso. Ángulo humeral suavemente marcado. Disco aplanado, con carenas longitudinales laterales asociadas a la 7ª estría, formando unos surcos apreciables en el margen apical. Superficie con microrreticulación subhexagonal irregular. Poros elitrales pequeños, bien marcados en la 7ª estría, leves y dispersos en la región escutelar y el disco. Órgano transversal escutelar con margen ondulado, irregular. Un par de “ojales” junto a la base de los élitros. *Quetotaxia*: serie umbilicada con un grupo anterior de cuatro setas y un grupo posterior de tres (**4+3**). Par de setas escutelares indistinguible de la pubescencia circundante. Sin setas disciales aparentes. Aproximadamente cinco pares de hileras longitudinales de pubescencia discal corta. Orla apical de setas cortas. Márgenes laterales orlados con una seta corta en cada dentículo. **PATAS** (Fig. 103 B): con dimorfismo sexual. Profémures con el margen interno fuertemente

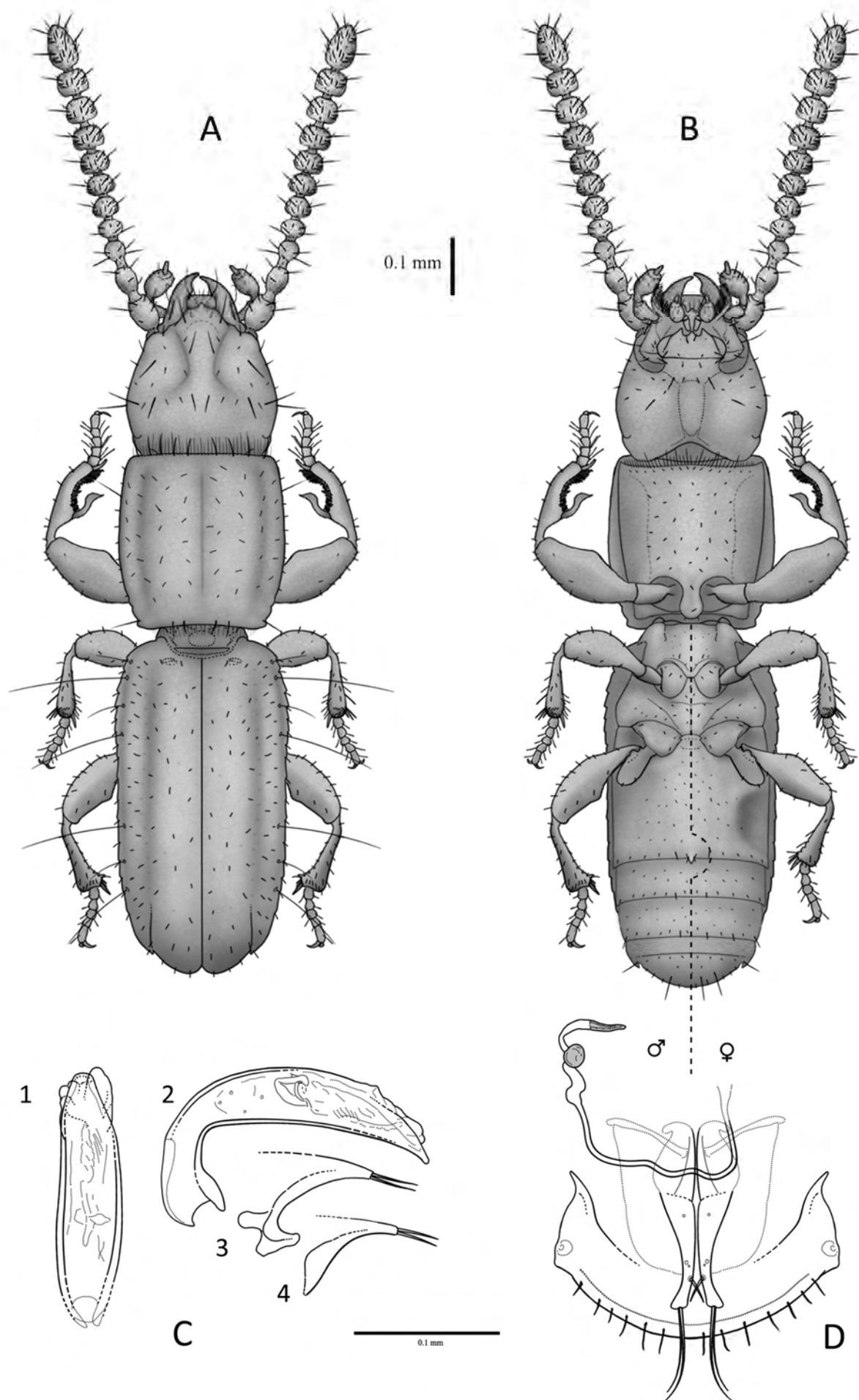


Fig. 103. *Typhlocharis bivari* Serrano & Aguiar, 2006. A.- *Habitus* dorsal. B.- *Habitus* ventral. Escala: 0.1 mm. C.- Genitalia masculina: 1) eedeago en vista dorsal, 2) eedeago en vista lateral, 3) parámero derecho, 4) parámero izquierdo. D.- Genitalia femenina. Escala: 0.1 mm.

anguloso, casi dentado en machos, leve en hembras. Protibia y mesofémur sin caracteres especiales. Metatibias con varias ondulaciones-dentículos suaves en la zona distal del margen interno de las hembras, ausentes en machos. Solapa metacoxal suavemente redondeada. Metatrocánteres redondeados. Metafémures fuertemente angulosos. Metatibias con la región distal fuertemente dilatada y con varias proyecciones dentiformes en la zona distal interna: la más distal muy fuerte, puntiaguda y subtriangular, las siguientes (3 o 4) planas y truncadas; en las hembras se observa el mismo patrón pero mucho menos anguloso, suave. Lado interno de los mesofémures cubierto de pequeñas escamas, rugoso en pro- y metafémures. Tarsos claramente pentámeros en todas las patas. Uñas curvadas, simples. **ABDOMEN** (Fig. 103 B): cubierto por microrreticulación irregular. Espacio intermetacoxal ancho. Un par de fosetas ventrales profundas en el primer ventrito, en hembras. Machos sin fosetas, con un tubérculo medial prominente en el margen posterior del primer ventrito, con dos pequeñas setas en su base. Último ventrito con un “cinturón” de microescultura escamosa y fina (cada escama con el borde fina e irregularmente serrado en ambos sexos), margen posterior con un par de muescas laterales y entre seis y ocho pares de setas, con un marcado dimorfismo sexual: **l-s-s-s-l-s/s-l-s-l-s-s-l**. **GENITALIA MASCULINA** (Fig. 103 C 1-4): Edeago con lóbulo medio falciforme (longitud: 0,18 mm); suavemente desviado hacia la derecha (orientado anatómicamente) en vista dorsal. Ápice subtriangular romo. Endofalo con escleritos cortos e irregulares, en forma de letra “τ” aplastada. Parámeros subtriangulares, con dos setas apicales de tamaño medio-largo. Esclerito anular (IX esterno abdominal) arqueado, con el margen apical apenas proyectado, ensanchado, muy bajo y romo (modelo 18, Fig. 55). **GENITALIA FEMENINA** (Fig. 103 D): según el modelo general descrito por VIGNA-TAGLIANTI (1972). Gonocoxitos tubulares cortos, robustos, con seta apical doble. Seta lateral en la parte distal del gonocoxito, además de varios poros. Gonosubcoxitos en forma de lágrima con una proyección distal acodada. Conducto espermatecal muy largo, dividido en dos regiones: una proximal, fina (0,003 mm de diámetro) y una distal, gruesa (0,008 mm de diámetro). Espermateca subesférica irregular, pequeña (longitud 0,016 mm). Glándula espermatecal tubular-cónica (longitud: 0,025 mm), distalmente esclerotizada. Armadura genital (segmento abdominal/terguito VIII) con margen liso y redondeado, cubierto por una hilera de setas finas; proyecciones laterales de tamaño medio-corto, finas; la membrana de la base del segmento se extiende a lo largo de la proyección.

***Typhlocharis lunai* Serrano & Aguiar, 2006**

Typhlocharis lunai Serrano & Aguiar: Serrano & Aguiar, 2006b: 227-229.

Typhlocharis lunai Serrano & Aguiar: Aguiar & Serrano, 2013: 54.

Locus Typicus: Alcoutim, Portugal

Material estudiado:

PARATIPOS: 1♂, Alcoutim (37° 27' N, 07° 31' O), PORTUGAL, 05-04-2004, A.R. Serrano leg. (Coll. A. Serrano, UL); 2♀♀, mismos datos, A.R. Serrano leg. (Coll. J.P. Zaballo, UCM).

OTRO MATERIAL: 1♂ (1046040), 1♀ (1046041), Sanlúcar de Guadiana, 4km SE (37° 26' N, 07° 26' O), Huelva, ESPAÑA, 21-11-2012, 129 m, J.P.Zaballo & S.Pérez leg. (Coll. C. Andújar, NHM).

Diagnosis:

Coleóptero endógeo de pequeño tamaño, anoftalmo, con cuerpo estrecho y paralelo con tegumento microrreticulado y pubescencia dispersa. Vértex con *pars stridens* fuertemente marcado. Mandíbulas hipertrofiadas. Pronoto subcuadrado con márgenes laterales arqueados. Apófisis prosternal en forma de lengüeta. Élitros sin setas escutelares, con tres pares de setas disciales. Margen apical con un par de denticulos asociados a la sutura, además de microdenticulos y un par de surcos apicales característicos. Serie umbilicada con siete setas (4+3). Patas con dimorfismo sexual: machos con un denticulo en los profémures y mesotibias con una seta muy larga y fina. Abdomen¹³ con un par de fosetas profundas en el primer ventrito, en hembras. Sin “cinturón” abdominal. Edeago falciforme atípico, con una cresta distal alta. Escleritos del endofalo cortos e irregulares. Parámetros con setas apicales muy largas, aproximadamente iguales. Genitalia femenina con gonocoxitos tubulares largos y arqueados; espermateca subesférica-subcilíndrica (Fig. 104).

Descripción:

Longitud 1,63 mm (machos), 1,64-1,73 mm (hembras). Insecto anoftalmo, despigmentado, de color castaño claro. Tegumento pubescente y microrreticulado (Fig. 104). **CABEZA** (Fig. 104 A y B): más ancha (0,35-0,36 mm) que larga (0,27-0,30 mm), con microrreticulación subhexagonal. Órgano estridulador (*pars stridens*), grande y fuertemente marcado, en la región del vértex, en ambos sexos. Depresión semilunar posterolateral en ambos lados de la cápsula cefálica. Labro suavemente escotado, con una zona triangular central más esclerotizada. Clípeo con margen anterior recto. Antenas moniliformes, con 11 antenómeros subovoides (**morfo 1**), el último piriforme. Pedúnculo del tercer antenómero moderadamente alargado (aproximadamente 0,74 veces la longitud del cuerpo del antenómero). *Sensilla coeloconica* (**sc**) en el último antenómero distribuidas en un patrón de tres **sc** anterodorsales y una **sc** posterodorsal. Una **sc** ventral en los antenómeros 5º y 6º. Mandíbulas suavemente hipertrofiadas, grandes y curvadas, con ápices afilados; mandíbula derecha sin dientes o con un diente terebral muy bajo y romo; mandíbula izquierda con un borde cortante bien desarrollado, proyectado en solapa. Labio sin características especiales, con un diente medio romo. Lígula con lóbulo medio muy prominente y paraglosas largas. Gula de tipo ancho, aproximadamente dos veces más larga que ancha. *Quetotaxia cefálica*: seis pares de setas labrales (**s-s-l-m-s-m/m-s-m-l-s-s**), dos pares de setas clipeales (**l-s/s-l**), un par de setas frontales, dos pares de setas supraoculares (anterior y posterior), un par de setas supraantenas, dos pares de setas occipitales y un par de setas genales, además de pubescencia dispersa. Labio con un par de setas cerca de la base del diente medio, un par de setas largas cerca de la base de los epilobios, y dos pares de setas muy cortas cerca de la sutura posterior. Prebasilar con un par de setas laterales largas cerca del margen anterior, un par lateral de setas muy cortas en la zona media y dos pares de setas (el par lateral mucho más largo, el par medial puede estar muy adelantado) en la región posterior, con una distribución altamente variable entre individuos. **TÓRAX**

¹³ La descripción original (SERRANO & AGUIAR, 2006b) menciona la presencia de una elevación medial del margen posterior del esternito IV de las hembras. Esta elevación no ha sido observada en ninguno de los ejemplares estudiados y ha sido confirmada por los autores como una anomalía presente en un solo ejemplar (SERRANO *comm. pers.*).

(Fig. 104 A y B): Pronoto subcuadrado, ligeramente más largo (0,46-0,49 mm) que ancho (0,40-0,41 mm) poco estrechado en la parte posterior. Margen anterior más o menos recto o suavemente curvado hacia dentro, con crenulación muy marcada y un hiato medial aproximadamente tan ancho como dos o tres espacios entre las setas adyacentes. Margen posterior sinuoso. Márgenes laterales suavemente arqueados, con dos o tres dentículos, romos, bajos y anchos, cerca de los ángulos posteriores. Superficie cubierta por microrreticulación subhexagonal. Disco aplanado, con una línea media y un par de surcos laterales longitudinales leves. *Quetotaxia*: un par de setas largas en el primer tercio de los márgenes laterales, un par de setas largas en los ángulos posteriores, una hilera de cinco pares de setas [**l-l-l-l-l/l-l-l-l-l**] paralelas al margen anterior, tres pares de setas paralelas al margen posterior [**s-l-s/s-l-s**], una hilera de setas pequeñas y finas regularmente distribuidas en los márgenes anterior (gruesas, casi lanceoladas) y posterior, una hilera de setas cortas en los márgenes laterales y cinco pares de hileras longitudinales de pubescencia en el disco. Sutura del proepisterno visible. Apófisis prosternal estrecha y alargada, en forma de lengüeta. Margen anterior del prosterno con una hilera de setas largas y finas y entre seis y ocho pares de setas cortas paralelas a ella. Prosterno cubierto de pubescencia dispersa, ausente en los proepisternos. Mesoepisternos con fosetas suaves en ambos sexos, asociadas a la articulación de las patas. Metaepisterno con fosetas profundas, independientes de la articulación de las patas, mucho más profundas en las hembras. **ÉLITROS** (Fig. 104 A): aproximadamente dos veces más largos (0,90-0,94 mm) que anchos (0,42-0,45 mm), subparalelos. Márgenes laterales con 20-24 dentículos romos, progresivamente más leves hacia atrás. Margen apical suavemente sinuoso, con un par de dentículos asociados a los ángulos de la sutura media y un par de surcos o lunetas apicales características; pueden aparecer escamas muy pequeñas e irregulares (“microdentículos”) a lo largo del margen. Disco aplanado, con carenas longitudinales laterales asociadas a la 7ª estría sin alcanzar la zona apical. Superficie con microrreticulación subhexagonal irregular. Poros elitrales pequeños y leves, dispersos en el disco y la 7ª estría. Órgano transversal escutelar con margen recto, la sutura se extiende hasta la zona lateral. Un par de “ojales” en forma de ranura junto a la base de los élitros. *Quetotaxia*: serie umbilicada formada por un grupo anterior de cuatro setas y un grupo posterior de tres setas (**4+3**). Sin setas escutelares. Tres pares de setas disciales (un par anterior, dos posteriores). Cinco o seis pares de hileras longitudinales de pubescencia discal corta. Un par de setas subapicales largas, par apical fino y corto. Márgenes laterales orlados con una seta corta en cada dentículo. **PATAS** (Fig. 104 B): con dimorfismo sexual. Profémures de los machos con un dentículo pequeño, estrecho y prominente en el margen interno, ausente en hembras, Protibias sin caracteres especiales, mesofémures sin caracteres especiales o levemente angulosos y mesotibias esbeltas. Solapa metacoxal suavemente redondeada. Metatrocánteres redondeados. Metafémures levemente angulosos y metatibias esbeltas, con la región distal no dilatada. Lado interno de los fémures liso o ligeramente rugoso. En los machos, aparece una seta mesotibial, muy larga y fina, en posición subterminal interna. Hay una seta metatibial perpendicular corta, en posición subterminal interna, en ambos sexos. Tarsos claramente pentámeros en todas las patas. Uñas curvadas, simples y alargadas. **ABDOMEN** (Fig. 104 B): cubierto por microrreticulación irregular. Espacio intermetacoxal no ensanchado. Un par de fosetas ventrales profundas en el primer ventrito de las hembras, ausentes en machos. Último ventrito sin “cinturón” abdominal, margen posterior sin muescas laterales y con un patrón dimórfico de seis o siete pares de setas: **m-m-s-l-s-s/s-l-s-s(s)-m**. **GENITALIA MASCULINA** (Fig. 104 C 1-4): Edeago con lóbulo medio falciforme-recurvado, atípico (longitud: 0,27 mm), lámina basal suavemente arqueada, alta en la zona distal, la cutícula se prolonga en una suave cresta lateral redondeada. Más o menos recto en vista dorsal. Ápice espatulado, muy ancho, romo y redondeado. Endofalo

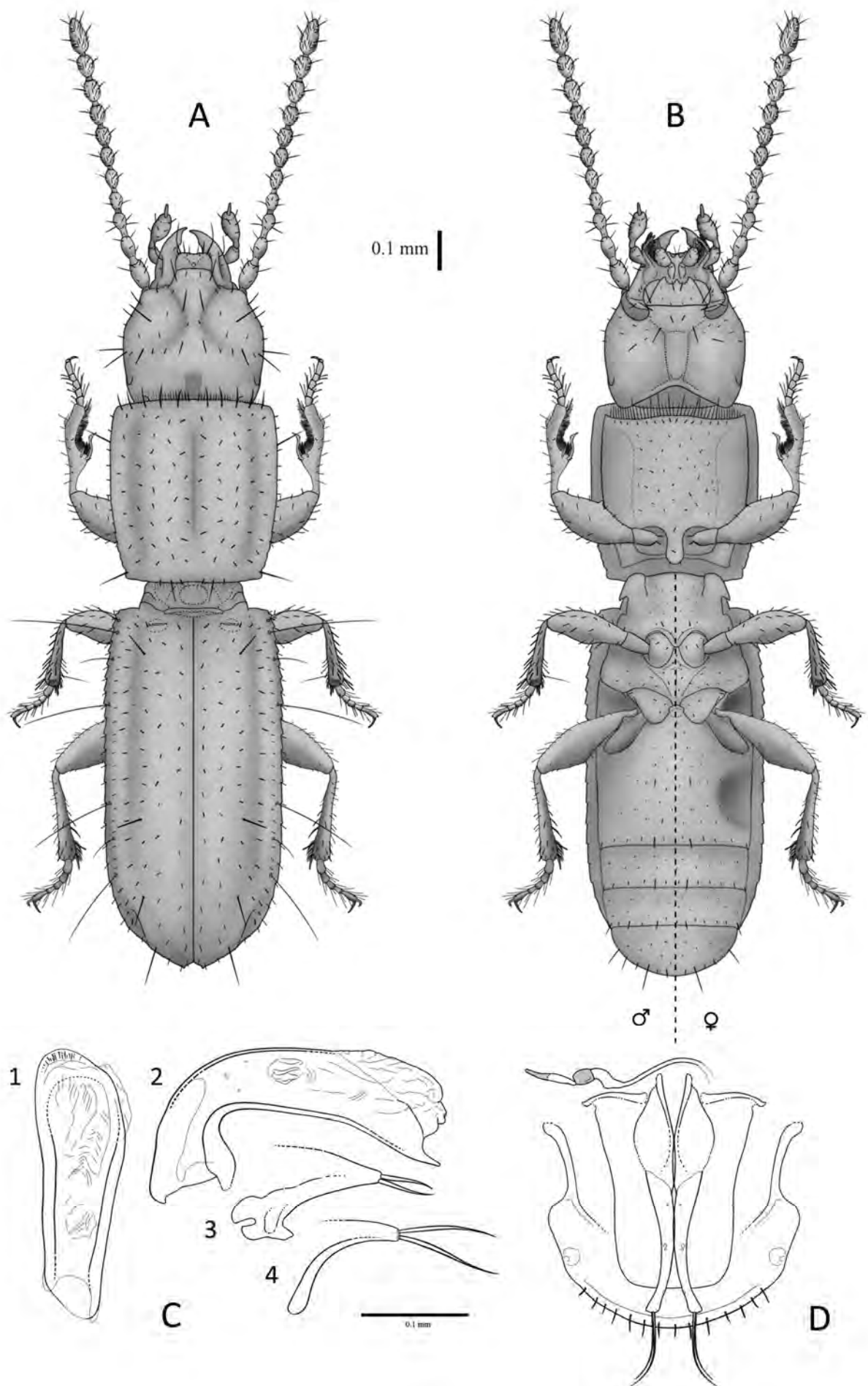


Fig. 104. *Typhlocharis lunai* Serrano & Aguiar, 2006. A.- *Habitus* dorsal. B.- *Habitus* ventral. Escala: 0.1 mm. C.- Genitalia masculina: 1) edeago en vista dorsal, 2) edeago en vista lateral, 3) parámero derecho, 4) parámero izquierdo. D.- Genitalia femenina. Escala: 0.1 mm.

con piezas esclerotizadas cortas e irregulares. Parámetros subtriangulares, robustos, con dos setas apicales muy largas, casi iguales, aunque en el parámetro izquierdo la seta inferior destaca sobre la superior. Esclerito anular (IX esterno abdominal) subtriangular, se estrecha gradualmente hasta acabar en una proyección apical estrecha y larga (modelo 6, Fig. 55). **GENITALIA FEMENINA** (Fig. 104 D): según el modelo general descrito por VIGNA-TAGLIANTI (1972). Gonocoxitos tubulares muy largos y esbeltos, bastante arqueados, con seta apical doble. Sin setas laterales, pero con varios poros en el gonocoxito. Gonosubcoxitos agudos, en punta. Conducto espermatecal medio-largo, con un tramo proximal fino (0,004 mm de diámetro) y uno distal grueso (0,010 mm de diámetro). Espermateca subesférica-subcilíndrica, en forma de “tonel” (longitud 0,018 mm). Glándula espermatecal tubular-cónica (longitud: 0,023 mm), distalmente esclerotizada. Armadura genital (segmento abdominal/terguito VIII) con margen liso y redondeado, cubierto por una hilera de setas finas; proyecciones laterales largas y finas.

***Typhlocharis martini* Andújar, Lencina & Serrano, 2008**

Typhlocharis martini Andújar, Lencina & Serrano: Andújar et al., 2008: 38-42.

Locus Typicus: Liétor, Albacete, España

Material estudiado:

PARATÍPOS: 1♂, 1♀ Fuente de la Parra (38° 33' N, 02° 07' O), Ayna, Albacete, ESPAÑA, 21-01-2006, 860 m, J.L. Lencina & C. Andújar leg. (Coll. J.P. Zaballos, UCM).

OTRO MATERIAL: 1♂ (1046222), Alcadima (38° 32' N, 02° 02' O), Liétor, Albacete ESPAÑA, 26-02-2011, 610 m, Andújar, Andújar, Arribas & Reolid leg.; 1♂ (CA23), 2♀♀ (CA21, IBE1189) Fuente de la Parra (38° 34' N, 02° 07' O), Ayna, Albacete, ESPAÑA, 21-01-2006, 874 m, J.L. Lencina & C. Andújar leg.; 1? (CA30), 1? (CA29), Fuente del Prado (38° 33' N, 01° 58' O), Liétor, Albacete ESPAÑA, 17-02-2008, 760 m, C. Andújar, P. Arribas & J. L. Lencina leg., 1? (CA18), misma localidad, 03-04-2005, C. Andújar, P. Arribas & J. L. Lencina leg.; 1♂ (IBE982) Híjar-Puente (38° 32' N, 02° 01' O), Liétor, Albacete ESPAÑA, 09-04-2011, 590 m, C. Andújar, & A. Faille leg. (Coll. C. Andújar, NHM).

Diagnosis:

Coleóptero endógeo de pequeño tamaño, anoftalmo, con cuerpo estrecho y subrectangular cubierto de tegumento microrreticulado y pubescencia dispersa. Vértex con *pars stridens*. Élitros con dentículos de los márgenes fuertes, bien definidos; margen apical con un par de dentículos, asociados a la sutura, y microdentículos. Órgano transversal escutelar con una proyección espiniforme. Serie umbilicada con siete setas (4+3). Edeago falciforme, con escleritos del endofalo en forma de varillas ramificadas con proyección lateral curvada. Genitalia femenina con gonocoxitos tubulares; espermateca subesférica irregular (Fig. 105).

Descripción:

Longitud 1,63 mm (machos), 1,60 mm (hembras). Insecto anoftalmo, despigmentado, de color castaño claro. Tegumento pubescente y microrreticulado (Fig. 105). **CABEZA** (Fig. 105 A y B): más ancha (0,35 mm) que larga (0,30 mm), con superficie microrreticulada (patrón subhexagonal). Órgano estridulador (*pars stridens*) en la región del vértex, en ambos sexos. Depresión semilunar posterolateral en ambos lados de la cápsula cefálica. Labro subrectangular, con márgenes suavemente redondeados y una zona triangular central más esclerotizada. Clípeo con margen anterior recto. Antenas moniliformes, con 11 antenómeros progresivamente subcuadrados hacia la parte distal (**morfo 1**), el último piriforme. Pedúnculo del tercer antenómero moderadamente alargado (aproximadamente 0,69 veces la longitud del cuerpo del antenómero). El patrón de *sensilla coeloconica* (**sc**) en el último antenómero consiste en tres **sc** anterodorsales y una posterodorsal. Una **sc** ventral en los antenómeros 5° y 6°. Mandíbulas sin dientes, a veces un pequeño diente terebral muy bajo en la mandíbula derecha. Ambas mandíbulas tienen el borde interno suavemente en solapa. Labio normal, con un diente medio romo. Lígula con lóbulo medio

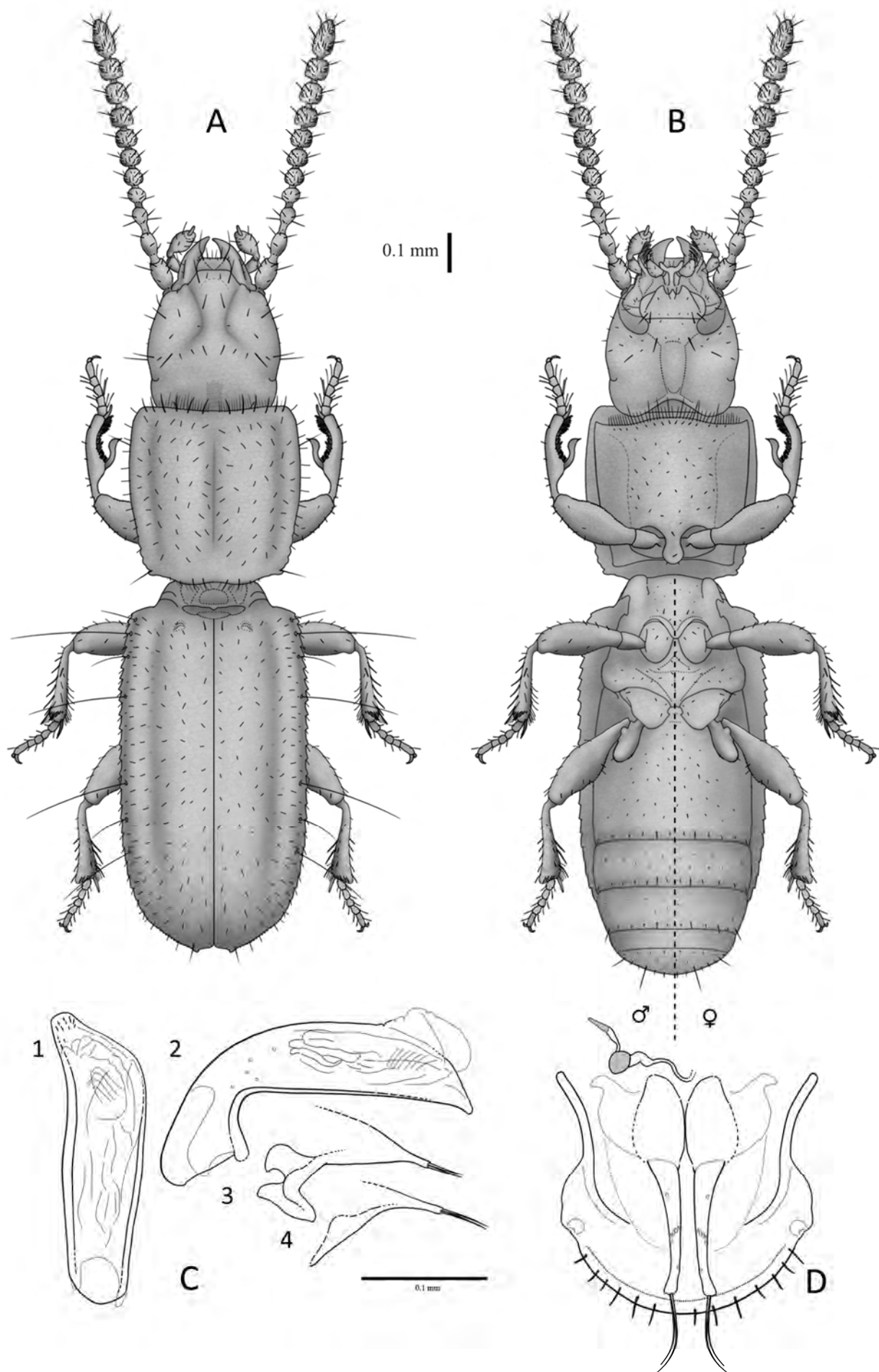


Fig. 105. *Typhlocharis martini* Andújar, Lencina & Serrano, 2008. A.- *Habitus* dorsal. B.- *Habitus* ventral. Escala: 0.1 mm. C.- Genitalia masculina: 1) edeago en vista dorsal, 2) edeago en vista lateral, 3) parámetro derecho, 4) parámetro izquierdo. D.- Genitalia femenina. Escala: 0.1 mm.

muy bajo y paraglosas largas. Gula de tipo ancho, aproximadamente dos veces más larga que ancha. *Quetotaxia cefálica*: seis pares de setas labrales (**s-s-l-m-s-m/m-s-m-l-s-s**), dos pares de setas clipeales (**l-s/s-l**), un par frontales, dos pares supraoculares (anterior y posterior), un par supraantenas, dos pares de setas occipitales y un par de setas genales, además de pubescencia dispersa. Labio con un par de setas cerca de la base del diente medio, un par de setas largas cerca de la base de los epilobios, un par de setas muy cortas cerca del ápice de los epilobios y dos pares de setas muy cortas cerca de la sutura posterior. Prebasilar con dos pares de setas cerca del margen anterior (el par lateral mucho más largo, es frecuente que alguna de las setas del par interno falte) y dos pares de setas (el par lateral mucho más largo) en la región posterior, variable en distintos individuos. **TÓRAX** (Fig. 105 A y B): Pronoto subcuadrado, apenas más largo (0,45-0,46 mm) que ancho (0,41 mm) ligeramente estrechado en la parte posterior. Márgenes anterior y posterior suavemente sinuosos. Margen anterior poco crenulado, con hiato medial (aproximadamente tan ancho como tres espacios entre las setas adyacentes). Entre dos y cuatro dentículos posteriores en los márgenes laterales, romos e irregulares. Superficie cubierta por microrreticulación subhexagonal. Disco aplanado, con una línea media y un par de surcos laterales longitudinales leves. *Quetotaxia*: un par de setas largas en el primer tercio de los márgenes laterales, un par de setas largas en los ángulos posteriores, una hilera de cinco a siete pares de setas [**l-(l)-(l)-l-l-l-l/l-l-l-l-(l)-(l)-l**] paralelas al margen anterior, de dos a cuatro pares de setas paralelas al margen posterior [**(s)-(s)-l-l/l-l-(s)-(s)**], una hilera de setas pequeñas y finas regularmente distribuidas en los márgenes anterior y posterior, una hilera de setas cortas en los márgenes laterales y cuatro o cinco pares de hileras longitudinales irregulares de pubescencia desigual en el disco. Sutura del proepisterno visible. Apófisis prosternal redondeada, aunque algo angulosa. Margen anterior del prosterno con una hilera de setas largas y finas y entre seis y ocho pares de setas cortas paralelas a ella. Prosterno cubierto de pubescencia dispersa, ausente en los proepisternos. Mesoepisternos apenas hundidos (sin fosetas); metaepisterno con fosetas suaves en ambos sexos. **ÉLITROS** (Fig. 105 A): aproximadamente dos veces más largos (0,84-0,88 mm) que anchos (0,41-0,43 mm), subparalelos. Márgenes laterales con 22-24 dentículos, fuertemente marcados, progresivamente más leves hacia la zona posterior, pero definidos en toda su longitud. Margen apical suavemente redondeado, con un par de dentículos asociados a la sutura media (más grandes y espaciados entre sí en los machos); y cubierto de una serie de rugosidades escamosas o “microdentículos”. Ángulo humeral marcado. Disco aplanado, con carenas longitudinales laterales asociadas a la 7ª estría, sin alcanzar la zona apical. Superficie con microrreticulación subhexagonal irregular. Poros elitrales pequeños pero bien definidos, en la 7ª estría, región escutelar y disco. Margen del órgano transversal escutelar prolongado en una proyección espinífome medial. Un par de “ojales” en forma de ranura junto a la base de los élitros. *Quetotaxia*: serie umbilicada con un grupo anterior de cuatro setas y un grupo posterior de tres setas (**4+3**). Un par de setas escutelares. Sin setas disciales. Cinco o seis pares de hileras longitudinales de pubescencia discal corta. Orla apical de setas cortas y finas con un par de setas apicales de longitud media destacando sobre el resto. Márgenes laterales orlados con una seta corta en cada dentículo. **PATAS** (Fig. 105 B): semejantes en ambos sexos. Profémur, protibia, mesofémur y mesotibia sin caracteres especiales. Solapa metacoxal suavemente redondeada. Metatrocánteres redondeados. Metafémures levemente angulosos. Metatibias con la región distal fuertemente dilatada. Lado interno de los fémures cubierto de pequeños tubérculos o protuberancias granulosas. Tarsos claramente pentámeros en todas las patas. Uñas curvadas, simples. **ABDOMEN** (Fig. 105 B): cubierto por microrreticulación irregular. Espacio intermetacoxal no ensanchado. Sin fosetas ventrales. Último ventrito con un “cinturón” de microescultura escamosa y fina (cada escama con el borde fina e

irregularmente serrado en ambos sexos), margen posterior sin muescas laterales y con un patrón de seis o siete pares de setas, sexualmente dimórfico: **l-(s)-s-s-l-s-s/m-s-l-s-s-l**. **GENITALIA MASCULINA** (Fig. 105 C 1-4): Edeago con lóbulo medio falciforme (longitud: 0,25 mm), fuertemente desviado a la derecha (orientado anatómicamente) en vista dorsal. Ápice subtriangular, romo. Endofalo con escleritos alargados, formando un conjunto varillas ramificadas con proyección lateral curvada hacia arriba. Parámetros subtriangulares, el parámetro derecho de adelgaza distalmente, con dos setas apicales de tamaño medio-largo. Esclerito anular (IX esterno abdominal) subtriangular-arqueado con margen apical suavemente proyectado, se curva levemente en el extremo (modelo 1, Fig. 55). **GENITALIA FEMENINA** (Fig. 105 D): según el modelo general descrito por VIGNA-TAGLIANTI (1972). Gonocoxitos tubulares largos, con seta apical doble. Sin setas laterales, pero con poros dispersos. Gonosubcoxitos romos, redondeados. Conducto espermatecal de longitud media, con dos tramos, uno proximal fino (0,003 mm de diámetro) y uno distal grueso (0,008 mm de diámetro). Espermateca subesférica irregular (longitud 0,019 mm). Glándula espermatecal tubular-cónica (longitud: 0,019 mm), distalmente esclerotizada. Armadura genital (segmento abdominal/terguito VIII) con margen liso y redondeado, cubierto por una hilera de setas finas; proyecciones laterales largas y finas.

***Typhlocharis rochapitei* Serrano & Aguiar, 2008**

Typhlocharis rochapitei Serrano & Aguiar: Serrano & Aguiar, 2008a: 284-286.

Typhlocharis rochapitei Serrano & Aguiar: Aguiar & Serrano, 2013: 55.

Locus Typicus: Alcabideche, Portugal

Material estudiado:

PARATIPO: 1♀, Alcabideche (38° 44' N, 09° 26' O), Murches, PORTUGAL, 28-05-2008, A.R. Serrano leg. (Coll. A. Serrano, UL).

Diagnosis:

Coleóptero endógeo de pequeño tamaño, anoftalmo. Cuerpo estrecho y subrectangular cubierto de tegumento microrreticulado y pubescencia dispersa. Pedúnculo del tercer antenómero no alargado. Depresión semilunar con un saliente asociado. Vértex con *pars stridens*. Labio con un diente medio extremadamente agudo y prominente. Élitros con dos pares de denticulos, asociados a la 7ª estría y a la sutura. Serie umbilicada con siete setas (4+3), sin setas disciales. Edeago falciforme, con ápice estrecho y romo; escleritos del endofalo alargados e irregulares*. Genitalia femenina con gonocoxitos tubulares cortos y robustos, con dos setas laterales; espermateca subcilíndrica. Solo estudiadas hembras, datos del macho a partir de bibliografía (Fig. 106).

Descripción:

Longitud 1,60-1,80¹⁴ mm (machos), 1,80 mm (hembras). Insecto anoftalmo, despigmentado, de color amarillo pálido a marrón. Tegumento pubescente y microrreticulado (Fig. 106). **CABEZA** (Fig. 106 A y B): más ancha (0,38 mm) que larga (0,33 mm), con superficie microrreticulada (patrón subhexagonal). Órgano estridulador (*pars stridens*) en la región del vértex con estrías muy finas, en ambos sexos. Depresión semilunar posterolateral en ambos lados de la cápsula cefálica con un saliente o excrescencia asociada. Labro levemente escotado, con una zona triangular central más esclerotizada. Clípeo con margen anterior cubierto por un reborde alto, suavemente curvado. Antenas moniliformes, con 11 antenómeros redondeados, progresivamente subcuadrados hacia distal (**morfo 1**), el último piriforme. Pedúnculo del tercer antenómero

¹⁴ Información del macho tomada de SERRANO & AGUIAR, 2008a.

no alargado. *Sensilla coeloconica* (**sc**) del último antenómero con un patrón de dos **sc** anterodorsales y una posterodorsal. Una **sc** ventral en los antenómeros 5º y 6º. Mandíbula derecha sin dientes terebrales; mandíbula izquierda sin dientes, pero con un reborde cortante bien marcado, proyectado en solapa. Labio con un diente medio extremadamente prominente y agudo, llega a sobrepasar la altura de los epilobios. Lígula con lóbulo medio muy bajo y paraglosas muy cortas. Gula de tipo ancho, aproximadamente dos veces más larga que ancha. *Quetotaxia cefálica*: seis pares de setas labrales (**s-s-l-m-s-m/m-s-m-l-s-s**), dos pares de setas clipeales (**l-s/s-l**), un par de frontales, dos pares de supraoculares (anterior y posterior), un par de supraantenas, tres pares de occipitales y un par de setas genales, además de pubescencia dispersa. Labio con un par de setas cerca de la base del diente medio, un par de setas largas cerca de la base de los epilobios y dos pares de setas muy cortas cerca de la sutura posterior. Prebasilar con dos pares de setas cerca del margen anterior (el par lateral mucho más largo), dos pares de setas muy cortas en la zona media y dos pares de setas largas en la región posterior, con una distribución algo variable entre individuos, pueden aparecer setas supernumerarias. **TÓRAX** (Fig. 106 A y B): Pronoto subcuadrado-rectangular, más largo (0,53 mm) que ancho (0,48 mm), apenas estrechado en la parte posterior. Margen anterior recto o ligeramente curvado hacia dentro, con crenulación leve y sin hiato medial. Margen posterior sinuoso. Márgenes laterales suavemente arqueados, con tres o cuatro dentículos posteriores, romos e irregulares. Superficie cubierta por microrreticulación subhexagonal. Disco aplanado, con una línea media y un par de surcos laterales longitudinales leves. *Quetotaxia*: un par de setas largas en el primer tercio de los márgenes laterales, un par de setas largas en los ángulos posteriores, una hilera de aproximadamente seis pares de setas [**l-l-l-l-l-l/l-l-l-l-l-l**] paralelas al margen anterior, dos o tres pares de setas paralelas al margen posterior [**(s)-l-s/s-l-(s)**], una hilera de setas pequeñas y finas regularmente distribuidas en los márgenes anterior y posterior, una hilera de setas cortas en los márgenes laterales y cuatro pares de hileras longitudinales irregulares de pubescencia larga en el disco. Sutura del proepisterno visible. Apófisis prosternal redondeada. Margen anterior del prosterno con una hilera de setas largas y finas y siete o nueve pares de setas cortas paralelas a ella. Prosterno cubierto de pubescencia dispersa, ausente en los proepisternos. Mesoepisternos y metaepisterno con fosetas suaves en ambos sexos, asociadas a la articulación de las patas. **ÉLITROS** (Fig. 106 A): aproximadamente 1,8 o 1,9 veces más largos (0,94 mm) que anchos (0,46 mm), subparalelos. Márgenes laterales con aproximadamente 25 dentículos pequeños, muy leves y poco marcados, pero perceptibles en toda la longitud. Margen apical suavemente redondeado, con dos pares de dentículos bien marcados y apuntados, un par asociado a la 7ª estría y el otro a la sutura media. Disco aplanado, con carenas longitudinales laterales asociadas a la 7ª estría, formando unos surcos apreciables en el margen apical. Superficie con microrreticulación subhexagonal irregular. Poros elitrales pequeños y leves, bien patentes en 7ª estría, apenas perceptibles en disco. Órgano transversal escutelar con margen recto. Un par de “ojales” junto a la base de los élitros. *Quetotaxia*: serie umbilicada con un grupo anterior de cuatro setas y un grupo posterior de tres setas (**4+3**). Par de setas escutelares no destacado de la pubescencia circundante. Sin setas discales aparentes. Cinco o seis pares de hileras longitudinales de pubescencia discal corta o irregular, en la tercera estría hay setas desiguales. Setas apicales cortas, un par de setas subapicales de longitud media. Márgenes laterales orlados con una seta corta en cada dentículo. **PATAS** (Fig. 106 B): semejantes en ambos sexos. Profémur, protibia, mesofémur y mesotibia sin caracteres especiales. Solapa metacoxal suavemente redondeada. Metatrocánteres redondeados. Metafémures sin caracteres especiales. Metatibias con la región distal ligeramente dilatada. Lado interno de los fémures rugoso o escamoso. Tarsos claramente pentámeros en todas las patas. Uñas curvadas, simples. **ABDOMEN** (Fig. 106 B): cubierto por microrreticulación

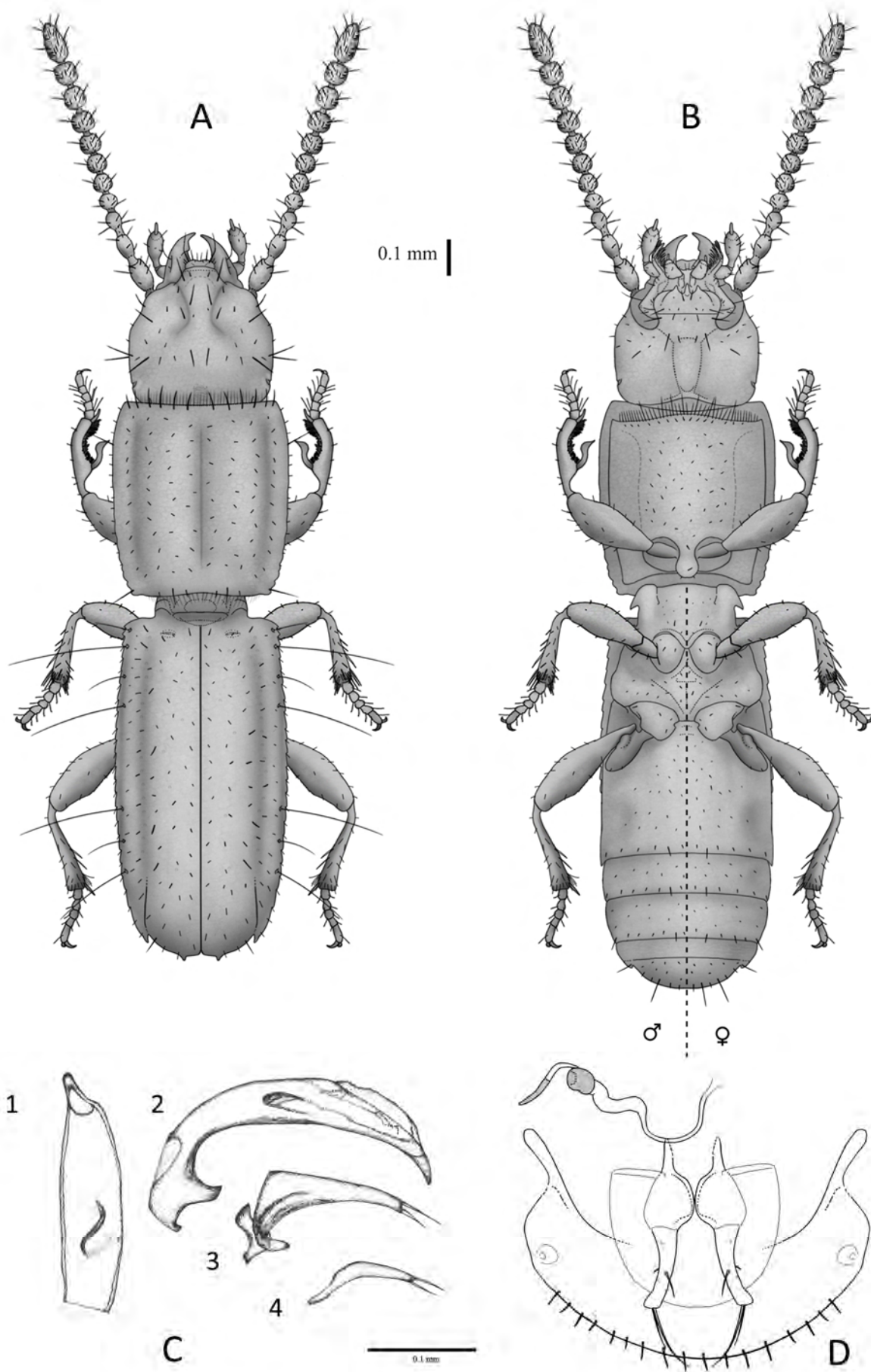


Fig. 106. *Typhlocharis rochapitei* Serrano & Aguiar, 2008. A.- *Habitus* dorsal. B.- *Habitus* ventral. Escala: 0.1 mm. C.- Genitalia masculina (modificada de SERRANO & AGUIAR, 2008a): 1) edeago en vista dorsal, 2) edeago en vista lateral, 3) parámero derecho, 4) parámero izquierdo. D.- Genitalia femenina. Escala: 0.1 mm.

irregular. Espacio intermetacoxal ancho. Fosetas ventrales muy leves en el primer ventrito de las hembras, muy leves o ausentes en machos. Último ventrito con un “cinturón” de microescultura escamosa y fina (cada escama con el borde fina e irregularmente serrado en ambos sexos), margen posterior con un par de muescas laterales y un patrón de seis o siete pares de setas, con un marcado dimorfismo sexual: **l-(s)-s-s-l-s-s/s-l-s-l-s-s-l**. **GENITALIA MASCULINA**¹⁴ (Fig. 106 C 1-4): Edeago con lóbulo medio falciforme (longitud: 0,26 mm), lámina basal ligeramente curvada hacia el ápice; suavemente desviado a la derecha (en posición anatómica) en vista dorsal. Ápice subtriangular, estrecho y romo. Endofalo con escleritos alargados e irregulares. Parámetros subtriangulares, con dos setas apicales de longitud media-larga. Sin información disponible sobre el esclerito anular (IX esterno abdominal) (no se han estudiado machos y la estructura no está descrita). **GENITALIA FEMENINA** (Fig. 106 D): se ajusta al modelo general descrito por VIGNA-TAGLIANTI (1972). Gonocoxitos tubulares cortos, robustos, con seta apical doble. Dos setas laterales, una larga y una corta, aproximadamente en la zona media del gonocoxito, además de varios poros. Gonosubcoxitos apuntados, en forma de lágrima. Conducto espermatecal medio-largo, con dos tramos: uno proximal, fino (0,004 mm de diámetro) y uno distal, grueso (0,015 mm de diámetro). Espermateca subcilíndrica-reniforme, en forma de tonel (longitud 0,028 mm). Glándula espermatecal tubular, larga y esbelta (longitud: 0,035 mm), distalmente esclerotizada. Armadura genital (segmento abdominal/terguito VIII) con margen liso y redondeado, cubierto por una hilera de setas finas; proyecciones laterales de longitud media-corta, y suavemente ensanchadas en el extremo.

***Typhlocharis crespoides* Serrano & Aguiar, 2008**

Typhlocharis crespoides Serrano & Aguiar: Serrano & Aguiar, 2008a: 286-290.

Typhlocharis crespoides Serrano & Aguiar: Aguiar & Serrano, 2013: 53.

Locus Typicus: Pincho, Algarve, Portugal

Material estudiado:

PARATÍPOS: 1♂, Pincho (37° 12' N, 08° 45' O), Algarve, PORTUGAL, 02-02-2006, A.R. Serrano leg.; 1♀, misma localidad, 04-05-2006, A.R. Serrano leg. (Coll. A. Serrano, UL).

Diagnosis:

Coleóptero endógeo muy pequeño, anoftalmo, con cuerpo estrecho y subrectangular cubierto de tegumento microrreticulado y pubescencia dispersa. Vértex sin *pars stridens*. Mandíbulas robustas, con dimorfismo sexual. Gula difusa, parcialmente fusionada a la cápsula cefálica. Élitros con dentículos muy leves, casi imperceptibles en la parte posterior. Margen apical de los élitros con dos pares de dentículos (un par sutural y un par asociado a la 7ª estría). Serie umbilicada con seis setas (4+2). Metatibias con la zona distal muy dilatada, rematada en un dentículo muy apuntado. Tarsos tetrámeros en todas las patas. Abdomen con “cinturón” irregular. Edeago falciforme, con escleritos del endofalo en forma de varillas. Genitalia femenina con gonocoxitos cortos y robustos, con dos setas laterales y espermateca ovoide (Fig. 107).

Descripción:

Longitud 0,99 mm (machos), 1,15 mm (hembras). Insecto anoftalmo, despigmentado, de color amarillo pálido a marrón. Tegumento pubescente y microrreticulado (Fig. 107). **CABEZA** (Fig. 107 A y B): casi tan ancha (0,24-0,26 mm) como larga (0,21-0,24 mm), cubierta de microescultura subhexagonal. Sin órgano estridulador. Depresión semilunar posterolateral en ambos lados de la cápsula cefálica. Labro subrectangular, con una zona triangular central más esclerotizada. Margen anterior del clipeo con un reborde suavemente escotado, bajo. Antenas moniliformes, con 11 antenómeros muy subcuadrados (**morfo 1**), el último piriforme. Pedúnculo del tercer antenómero no alargado. El último antenómero

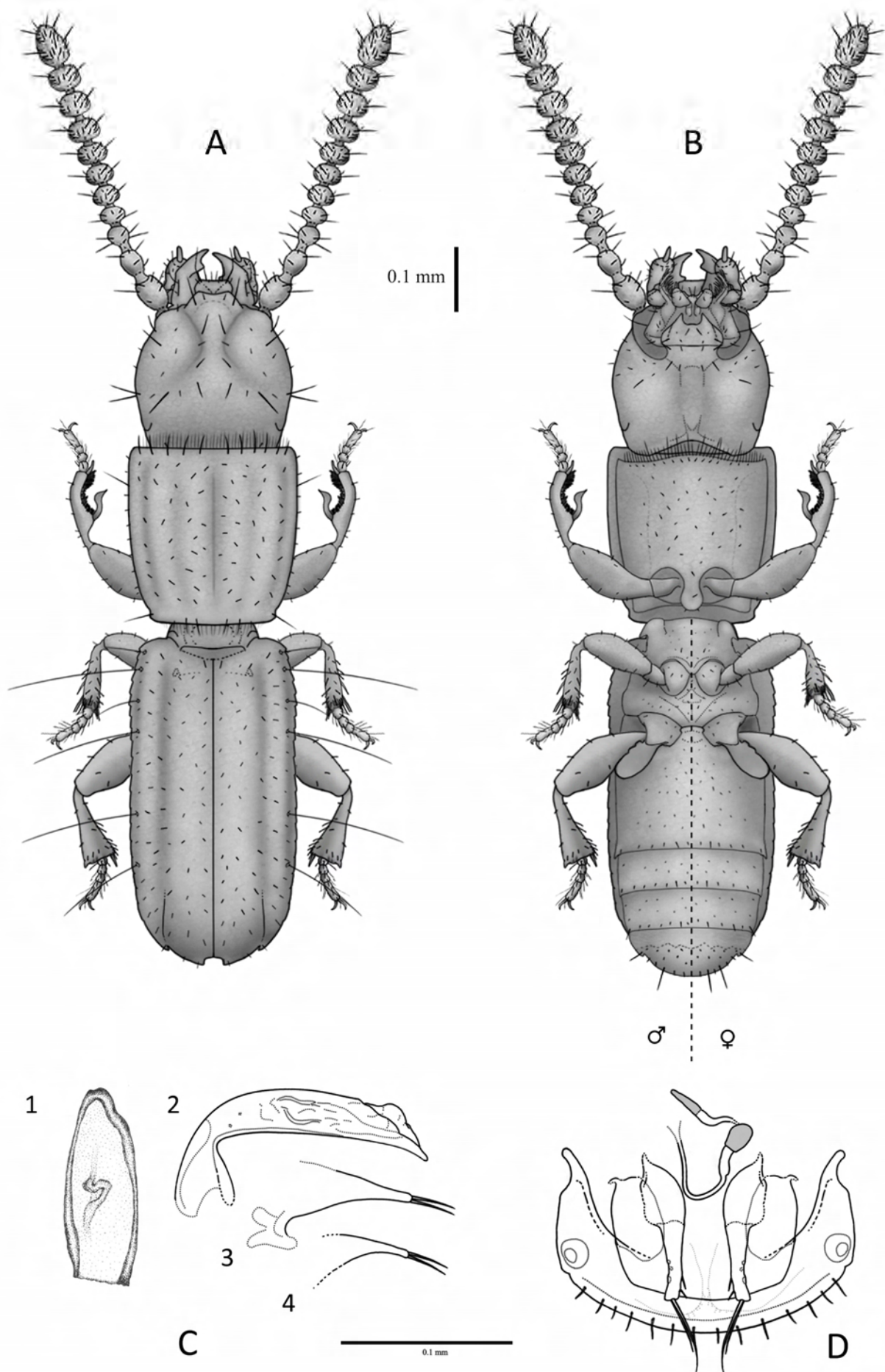


Fig. 107. *Typhlocharis crespoid* Serrano & Aguiar 2008. A.- *Habitus* dorsal. B.- *Habitus* ventral. Escala: 0.1 mm. C.- Genitalia masculina: 1) edeago en vista dorsal (modificada de SERRANO & AGUIAR, 2008a), 2) edeago en vista lateral, 3) parámero derecho, 4) parámero izquierdo. D.- Genitalia femenina. Escala: 0.1 mm.

presenta un patrón de *sensilla coeloconica* (sc) con una sc anterodorsal y una posterodorsal. Una sc ventral en el antenómero 6º. Mandíbulas robustas, con dimorfismo sexual: mandíbula derecha con un diente terebral muy marcado en machos, leve en hembras; mandíbula izquierda con una proyección dentiforme-asolapada muy fuerte en machos, ausente en hembras. Los machos tienen engrosamientos cuticulares suaves en el ángulo externo de las mandíbulas. Labio con un diente medio romo, en algunos ejemplares muy bajo, los epilobios son bastante apuntados. Lígula con lóbulo medio curvado, bajo, y paraglosas largas. Gula difusa, parcialmente fusionada a la cápsula cefálica (la sutura sólo es visible en los extremos proximal y distal). *Quetotaxia cefálica*: cinco pares de setas labrales (s-l-m-s-m/m-s-m-l-s), dos pares de setas clipeales (l-s/s-l), un par de setas frontales, dos pares de setas supraoculares (anterior y posterior), un par de setas supraantenas, un par de setas verticales, tres pares de setas occipitales y dos pares de setas genales, además de pubescencia dispersa. Labio con un par de setas cerca de la base del diente medio, un par de setas largas cerca de la base de los epilobios, un par de setas muy cortas cerca del ápice de los epilobios y un par de setas muy cortas cerca de la sutura posterior. Prebasilar con dos pares de setas cerca del margen anterior (el par lateral mucho más largo), dos pares de setas laterales muy cortas en la zona media y dos pares de setas (el par lateral mucho más largo) en la región posterior, con cierto grado de variación individual sobre este patrón básico. **TÓRAX** (Fig. 107 A y B): Pronoto subtrapezoidal, más largo (0,27-0,31 mm) que ancho (0,26-0,28 mm), estrechado posteriormente. Margen anterior recto, apenas crenulado, sin hiato medial. Margen posterior recto o suavemente curvado. Dentículos posteriores de los márgenes laterales ausentes o apenas insinuados. Superficie cubierta por microrreticulación subhexagonal. Disco aplanado, con una línea media muy fuerte y dos pares de surcos laterales leves. *Quetotaxia*: un par de setas largas en el primer tercio de los márgenes laterales, un par de setas largas en los ángulos posteriores, una hilera de cinco a seis pares de setas [l-(l)-l-l-l-l/l-l-l-l-(l)-l] paralelas al margen anterior, dos o tres pares de setas paralelas al margen posterior [(s)-l-l-l-l-(s)], una hilera de setas pequeñas y finas regularmente distribuidas en los márgenes anterior y posterior, una hilera de setas cortas en los márgenes laterales y cuatro pares de hileras longitudinales de pubescencia corta en el disco. Sutura del proepisterno visible, pero bastante débil. Apófisis prosternal redondeada o algo cuadrada. Margen anterior del prosterno con una hilera de setas largas y finas y entre seis y ocho pares de setas cortas paralelas a ella. Prosterno cubierto de pubescencia dispersa, a veces también en parte de los proepisternos. Mesoepisternos con fosetas suaves en ambos sexos, asociadas a la articulación de las patas. Metaepisternos con una foseta profunda y bien definida en las hembras, más suave en los machos. **ÉLITROS** (Fig. 107 A): aproximadamente dos veces más largos (0,51-0,60 mm) que anchos (0,26-0,28 mm), subparalelos. Márgenes laterales con 21-23 dentículos, apenas marcados y progresivamente más leves, prácticamente imperceptibles tras el primer tercio. Margen apical suavemente redondeado, con dos pares de dentículos, un par casi ganchudo, asociado al final de la 7ª estría y otro par, muy anguloso, asociado a la sutura media, este último apuntando hacia dentro y creando una característica forma de muesca al final de la sutura. Disco aplanado, con carenas longitudinales laterales asociadas a la 7ª estría, formando unos surcos apreciables en el margen apical. Superficie con microrreticulación subhexagonal irregular. Poros elitrales apenas distinguibles, algunos dispersos en 7ª estría y disco. Órgano transversal escutelar con margen recto, levemente abierto. Un par de “ojales” atrofiados cerca de la base de los élitros. *Quetotaxia*: serie umbilicada con un grupo anterior de cuatro setas y un grupo posterior de dos setas (4+2). Un par de setas escutelares cortas, poco destacadas. Un par anterior de setas discales. Pubescencia discal corta, distribuida en cuatro o cinco pares de hileras longitudinales. Orla apical de setas cortas. Márgenes laterales orlados con una seta

corta en cada dentículo. **PATAS** (Fig. 107 B): semejantes en ambos sexos. Profémur, protibia y mesofémur sin caracteres especiales. Mesotibias sin caracteres especiales en machos, gruesas y mazudas en hembras. Solapa metacoxal suavemente triangular. Metatrocánteres redondeados. Metafémures sin caracteres especiales y metatibias con la región distal muy fuertemente dilatada, con el vértice rematado en un dentículo muy apuntado. Lado interno de los fémures liso. Tarsos claramente tetrámeros en todas las patas. Uñas curvadas, simples. **ABDOMEN** (Fig. 107 B): cubierto por microrreticulación irregular. Espacio intermetacoxal ancho. Sin fosetas ventrales. Último ventrito con un “cinturón” de microescultura escamosa y fina, cada escama con el borde fina e irregularmente serrado en ambos sexos, bien definido pero el margen posterior forma un dibujo muy irregular. Margen posterior con un par de muescas laterales y de seis a siete pares de setas, con acusado dimorfismo sexual: **l-s-s-l-s-s/s-l-s-l-s-s-l**. **GENITALIA MASCULINA** (Fig. 107 C 1-4): Edeago con lóbulo medio falciforme (longitud: 0,15 mm), más o menos recto en vista dorsal, ápice no observado en el ejemplar estudiado¹⁵. Endofalo con dos escleritos cortos y delgados, en forma de varillas. Parámetros subtriangulares, con dos setas apicales de tamaño medio-largo. Esclerito anular (IX esterno abdominal) subtriangular con margen apical proyectado, progresivamente más estrecho, extremo romo y ladeado (modelo 1, Fig. 55). **GENITALIA FEMENINA** (Fig. 107 D): se ajusta al modelo descrito por VIGNA-TAGLIANTI (1972). Gonocoxitos tubulares cortos y robustos, con una seta apical doble; dos setas laterales cortas en la zona distal, apuntando hacia el interior, y poros dispersos en el gonocoxito. Gonosubcoxitos apuntados, en forma de lágrima. Conducto espermatecal de longitud media, con una región proximal fina (0,002 mm de diámetro) y una distal gruesa (0,006 mm de diámetro). Espermateca ovoide, irregular (longitud 0,017 mm). Glándula espermatecal tubular-cónica (longitud: 0,020 mm), distalmente esclerotizada. Armadura genital (segmento abdominal/terguito VIII) con margen liso y redondeado, cubierto por una hilera de setas finas, proyecciones laterales muy cortas, robustas y arqueadas hacia fuera.

¹⁵ Información tomada de SERRANO & AGUIAR, 2008a. Dada la escasez y rareza del material el edeago no fue manipulado para observar su vista dorsal.

***Typhlocharis toletana* Lencina & Andújar, 2010**

Typhlocharis toletana Lencina & Andújar: Andújar et al., 2010: 49-55.

Locus Typicus: Arroyo de Vitoria, Toledo, España

Material estudiado:

PARATIPOS: 2♂♂, 2♀♀, Arroyo de Vitoria (48° 01' N, 03° 17' O), Villarrubia de Santiago, Toledo, ESPAÑA, 19-06-2007, 590 m, C. Andújar, Arribas, P. & J. Lencina leg. (Coll. J.P. Zaballos, UCM).

OTRO MATERIAL: 2♂♂, 2♀♀, Arroyo de Vitoria (48° 01' N, 03° 17' O), Villarrubia de Santiago, Toledo, ESPAÑA, 16-06-2010, 567 m, J.P. Zaballos & S. Pérez leg. (Coll. J.P. Zaballos, UCM). 2♂♂ (1046279, 1046280), 1♀ (1046281), 1? (CA26), 1? (CA27), 1? (CA28), Arroyo de Vitoria (48° 01' N, 03° 17' O), Villarrubia de Santiago, Toledo, ESPAÑA, 19-06-2007, 590 m, C. Andújar, Arribas, P. & J. Lencina leg.; 1♂ (1046282), 2♀♀ (1046283, 1046284), misma localidad, 15-09-2007, C. Andújar & J. Lencina leg. (Coll. C. Andújar, NHM).

Diagnosis:

Coleóptero endógeo de pequeño tamaño, anoftalmo, con cuerpo estrecho y subrectangular cubierto de tegumento microrreticulado y pubescencia dispersa. Vértex con *pars stridens*, poco marcado. Élitros con dentículos de los márgenes muy leves, casi inapreciables. Margen apical con un par de dentículos muy pequeños, asociados a la 7ª estría. Serie umbilicada con siete setas (4+3). Tres pares de setas discales. Edeago falciforme, con escleritos del endofalo en forma de varillas, cortos e irregulares. Parámero izquierdo característico: largo, hialino y dilatado distalmente. Genitalia femenina con gonocoxitos unguiformes, con seta lateral; espermateca subesférica irregular o turgente (Fig. 108).

Descripción:

Longitud 1,13-1,19 mm (machos), 1,22-1,24 mm (hembras). Insecto anoftalmo, despigmentado, de color amarillo pálido a marrón. Tegumento pubescente y microrreticulado (Fig. 108). **CABEZA** (Fig. 108 A y B): más ancha (0,25-0,27 mm) que larga (0,20-0,25 mm), con superficie microrreticulada (patrón subhexagonal). Órgano estridulador (*pars stridens*) poco marcado, en el vértex, en ambos sexos. Depresión semilunar posterolateral en ambos lados de la cápsula cefálica. Labro subrectangular o suavemente escotado, con los ángulos laterales suavemente redondeados y una zona triangular central más esclerotizada. Clípeo con el margen anterior recto. Antenas moniliformes, con 11 antenómeros redondeados, progresivamente subcuadrados (**morfo 1**), el último piriforme. Pedúnculo del tercer antenómero no alargado. *Sensilla coeloconica* (**sc**) en el último antenómero distribuidas en dos **sc** anterodorsales y una posterodorsal. Una **sc** ventral en los antenómeros 5º y 6º. Mandíbula derecha con un diente terebral pequeño y romo, a veces ausente. Mandíbula izquierda sin dientes. Labio sin características especiales, con un diente medio romo. Lígula con lóbulo medio bajo, paraglosas de longitud media-corta. Gula ancha, casi dos veces más larga que ancha. *Quetotaxia cefálica*: cinco o seis pares de setas labrales ((**s**)-**s-l-m-s-m/m-s-m-l-s**-(**s**)), dos pares de clipeales (**l-s/s-l**), un par frontales, dos pares supraoculares (anterior y posterior), un par supraantenas, dos pares de occipitales y un par de genales, además de pubescencia. Labio con un par de setas cerca de la base del diente medio, un par de setas largas cerca de la base de los epilobios, un par de setas muy cortas cerca del ápice de los epilobios y un par de setas muy cortas cerca de la sutura posterior. Prebasilar con dos pares de setas cerca del margen anterior (el par lateral mucho más largo), dos pares de setas muy cortas en la zona media y dos pares de setas (el par lateral mucho más largo) en la región posterior, con una distribución afectada por variabilidad individual. **TÓRAX** (Fig. 108 A y B): Pronoto subtrapezoidal o subrectangular, más largo (longitud: 0,32-0,38 mm, que ancho: 0,28-0,30 mm), suavemente estrechado en la parte posterior. Margen anterior recto o levemente curvado, con crenulación leve y sin hiato medial. Margen posterior curvado. Márgenes laterales con dos dentículos posteriores muy leves, apenas insinuados. Superficie cubierta por microrreticulación subhexagonal. Disco aplanado, con una línea media y un par de surcos laterales longitudinales leves. *Quetotaxia*: un par de setas largas en el primer tercio de los márgenes laterales, un par de setas largas en los ángulos posteriores, una hilera de

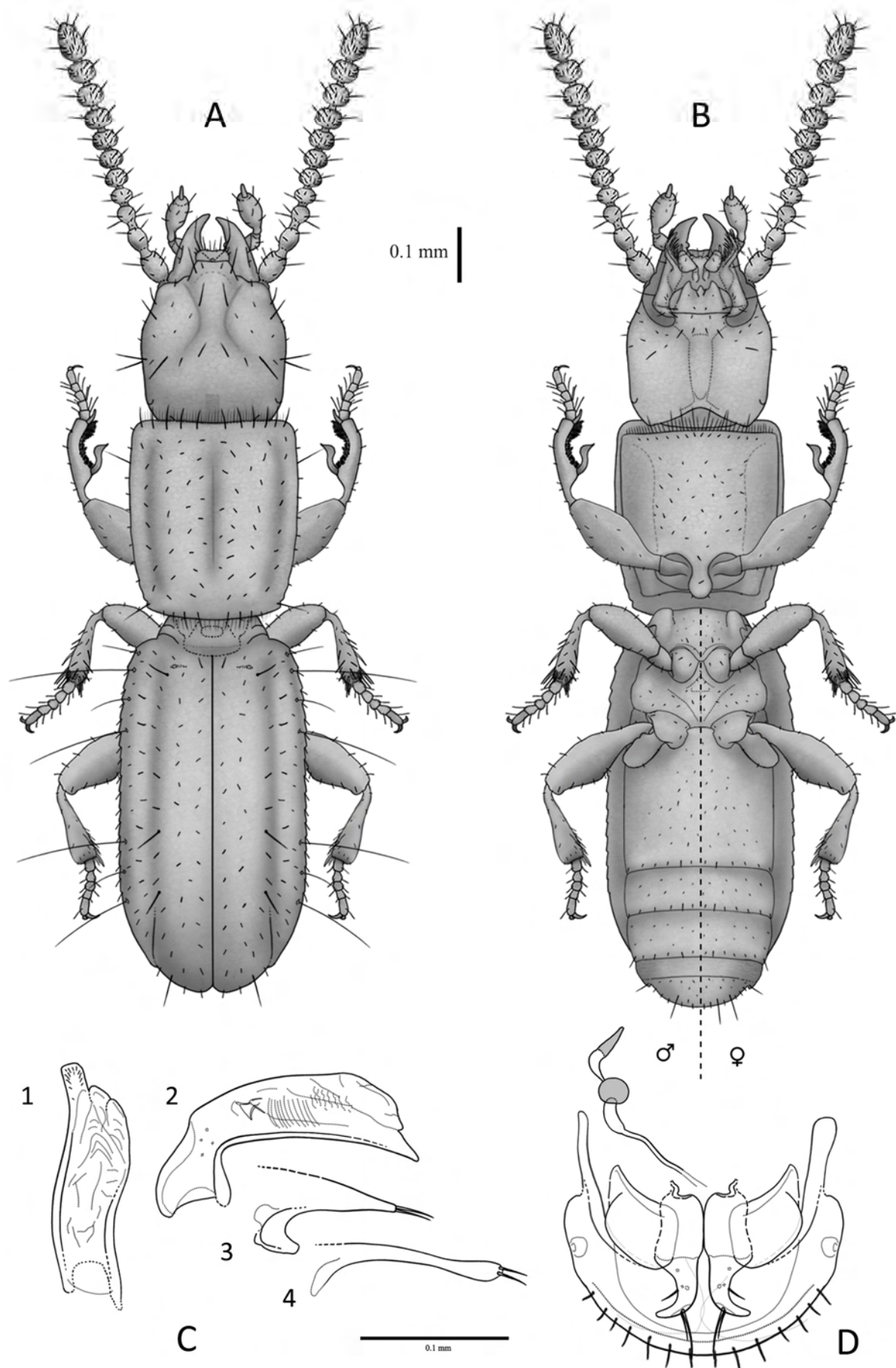


Fig. 108 *Typhlocharis toletana* Lencina & Andújar 2010. A.- *Habitus* dorsal. B.- *Habitus* ventral. Escala: 0.1 mm. C.- Genitalia masculina: 1) edeago en vista dorsal, 2) edeago en vista lateral, 3) parámetro derecho, 4) parámetro izquierdo. D.- Genitalia femenina. Escala: 0.1 mm.

cinco a siete pares de setas [1-(1)-(1)-1-1-1-1/1-1-1-1-(1)-(1)-1] paralelas al margen anterior, tres o cuatro pares de setas paralelas al margen posterior [(s)-m-1-1/1-1-m-(s)], una hilera de setas pequeñas y finas regularmente distribuidas en los márgenes anterior y posterior, una hilera de setas cortas en los márgenes laterales y cuatro pares de hileras longitudinales de pubescencia corta en el disco. Sutura del proepisterno visible. Apófisis prosternal redondeada. Margen anterior del prosterno con una hilera de setas largas y finas y entre seis y ocho pares de setas cortas paralelas a ella. Prosterno cubierto de pubescencia dispersa, ausente en los proepisternos. Mesoepisternos apenas hundidos (sin fosetas); metaepisterno con fosetas suaves, asociadas a la articulación de las patas. **ÉLITROS** (Fig. 108 A): casi dos veces más largos (0,61-0,64 mm) que anchos (0,29-0,33 mm), subparalelos. Entre 19 y 26 dentículos en los márgenes laterales, muy leves, progresivamente más tenues hasta ser casi imperceptibles en la zona posterior. Margen apical suavemente redondeado, con un par de dentículos muy pequeños, asociado a la 7ª estría. Ángulo humeral suavemente marcado. Disco aplanado, con carenas longitudinales laterales asociadas a la 7ª estría, formando unos surcos apreciables en el margen apical. Superficie con microrreticulación subhexagonal irregular. Poros elitrales pequeños, apenas visibles, dispersos en disco y 7ª estría. Órgano transversal escutelar con margen recto o irregular, bastante difuso y en posición atrasada. Un par de “ojales” irregulares junto a la base de los élitros. *Quetotaxia*: serie umbilicada con un grupo anterior de cuatro setas y un grupo posterior de tres setas (4+3). Un par de setas escutelares. Tres pares de setas discales (un par anterior, dos posteriores). Cinco o seis pares de hileras longitudinales de pubescencia discal corta. Setas apicales muy cortas; un par de subapicales largas. Márgenes laterales orlados con una seta corta en cada dentículo. **PATAS** (Fig. 108 B): semejantes en ambos sexos. Profémures suavemente angulosos. Protibia, mesofémur y mesotibia sin caracteres especiales. Solapa metacoxal suavemente redondeada. Metatrocánteres redondeados. Metafémures suavemente angulosos. Metatibias con la región distal suavemente dilatada. Ambos sexos con una seta perpendicular muy corta en la zona distal del margen interno de las metatibias. Lado interno de los fémures liso. Tarsos pentámeros en todas las patas. Uñas curvadas, simples. **ABDOMEN** (Fig. 108 B): cubierto por microrreticulación irregular. Espacio intermetacoxal ancho. Sin fosetas ventrales. Último ventrito con un “cinturón” de microescultura escamosa y fina (cada escama con el borde fina e irregularmente serrado en ambos sexos), margen posterior con un par de muescas laterales y entre siete y nueve pares de setas, con marcado dimorfismo sexual: 1-s-s-s-1-s-s-(s)/(s)-s-1-s-1-s-s-s-1. **GENITALIA MASCULINA** (Fig. 108 C 1-4): Edeago con lóbulo medio falciforme (longitud: 0,18 mm); desviado a la derecha (orientado anatómicamente) en vista dorsal. Ápice subtriangular estrecho, digitiforme y romo. Endofalo con escleritos delgados en forma de varillas, cortos e irregulares. Parámero derecho subtriangular; parámero izquierdo muy largo, hialino y engrosado distalmente, de aspecto mazudo; ambos con dos setas apicales cortas. Esclerito anular (IX esterno abdominal) arqueado, margen apical muy ancho y redondeado, no proyectado, muy romo y plegado hacia posterior (modelo 20, Fig. 55). **GENITALIA FEMENINA** (Fig. 108 D): no se ajusta al modelo general descrito por VIGNA-TAGLIANTI (1972). Gonocoxitos unguiformes, con una seta “apical” larga en la curvatura externa del margen del gonocoxito, acompañada de una seta más corta. Seta lateral fina en la parte media de la curvatura interna del gonocoxito, además de poros dispersos. Gonosubcoxitos ganchudos, con la zona distal recurvada. Conducto espermatecal medio-largo, con dos regiones: una proximal, fina (0,003 mm de diámetro) y una distal, gruesa (0,008 mm de diámetro). Espermateca subesférica, irregular o turgente (longitud 0,020 mm). Glándula espermatecal tubular-cónica (longitud: 0,022 mm), distalmente esclerotizada. Armadura genital (segmento abdominal/terguito VIII) con margen liso y redondeado, cubierto por una hilera de setas finas; proyecciones laterales de tamaño medio, gruesas y robustas.

***Typhlocharis josabelae* Ortuño & Gilgado, 2011**

Typhlocharis josabelae Ortuño & Gilgado: Ortuño & Gilgado, 2011: 1239-1243.

Locus Typicus: Collado del Llamp, Alicante, España

Material estudiado:

1♂, 2 ♀♀ Fuente de Alcántara (38° 36' N, 00° 15' O), Sella, Alicante, ESPAÑA, 03-03-2006, 380 m, C. Andújar leg. (Coll. C. Andújar, NHM). 1♂ (CA3), 1♀ (CA4), mismos datos; 1♀ (CA81), Ctra Jalón-Bernia (38° 43' N, 00° 02' O), Alicante, ESPAÑA, 16-05-2009, C. Andújar & A. Faille leg. (Coll. C. Andújar, NHM).

Diagnosis:

Coleóptero endógeo de pequeño tamaño, anoftalmo, con cuerpo estrecho y subrectangular cubierto de tegumento microrreticulado y pubescencia dispersa. Vértex con *pars stridens*, tenue. Élitros con dentículos de los márgenes muy leves, casi inapreciables. Margen apical con un par de dentículos muy pequeños, asociados a la 7ª estría. Serie umbilicada con siete setas (4+3). Tres pares de setas disciales. Edeago falciforme, con escleritos del endofalo en forma de varillas, cortos e irregulares. Parámero izquierdo característico: largo, hialino y dilatado distalmente. Genitalia femenina con gonocoxitos unguiformes, con seta lateral; espermateca subesférica, globosa y turgente (Fig. 109).

Descripción:

Longitud 1,18-1,22 mm (machos), 1,16-1,21 mm (hembras). Insecto anoftalmo, despigmentado, de color amarillo pálido a marrón. Tegumento pubescente y microrreticulado (Fig. 109). **CABEZA** (Fig. 109 A y B): más ancha (0,25-0,26 mm) que larga (0,23-0,24 mm), con superficie microrreticulada (patrón subhexagonal). Órgano estridulador (*pars stridens*) tenue, en la región del vértex, en ambos sexos¹⁶. Depresión semilunar posterolateral en ambos lados de la cápsula cefálica. Labro suavemente escotado, con los ángulos laterales suavemente redondeados y una zona triangular central más esclerotizada. Clípeo con el margen anterior recto. Antenas moniliformes, con 11 antenómeros redondeados, progresivamente subcuadrados (**morfo 1**), el último piriforme. Pedúnculo del tercer antenómero no alargado. *Sensilla coeloconica* (**sc**) en el último antenómero distribuidas en un patrón de dos **sc** anterodorsales y una posterodorsal. Una **sc** ventral en los antenómeros 5º y 6º. Mandíbula derecha con un diente terebral pequeño y romo o ausente. Mandíbula izquierda sin dientes. Labio sin características especiales, con un diente medio romo. Lígula con lóbulo medio bajo, paraglosas cortas. Gula de tipo ancho, aproximadamente dos veces más larga que ancha. *Quetotaxia cefálica*: cinco o seis pares de setas labrales ((**s**)-**s-l-m-s-m/m-s-m-l-s(s)**), dos pares de setas clipeales (**l-s/s-l**), un par frontales, dos pares supraoculares (anterior y posterior), un par supraantenas, dos pares de setas occipitales y un par de setas genales, además de pubescencia. Labio con un par de setas cerca de la base del diente medio, un par de setas largas cerca de la base de los epilobios, un par de setas muy cortas cerca del ápice de los epilobios y uno, a veces dos, pares de setas muy cortas cerca de la sutura posterior. Prebasilar con dos pares de setas cerca del margen anterior (el par lateral mucho más largo), dos pares de setas muy cortas en la zona media y dos pares de setas (el par lateral mucho más largo) en la región posterior, de distribución variable entre individuos. **TÓRAX** (Fig. 109 A y B): Pronoto subtrapezoidal o subrectangular, más largo (longitud: 0,32-0,37 mm, que ancho: 0,31-0,32 mm), suavemente estrechado en la parte posterior. Margen anterior recto o levemente curvado, apenas crenulado, generalmente sin hiato medial (en la población de Jalón-Bernia aparece un hiato tan ancho como aproximadamente 2 espacios entre setas adyacentes). Margen posterior recto o suavemente curvado. Márgenes laterales con dos o tres dentículos posteriores muy bajos, romos e irregulares. Superficie cubierta por microrreticulación subhexagonal. Disco aplanado, con una línea media y un par de surcos laterales

¹⁶ La descripción original (ORTUÑO & GILGADO, 2011) menciona la ausencia de este carácter. Sin embargo, en los ejemplares observados a podido comprobarse que, aunque tenue y difícil de apreciar a microscopía óptica, el *pars stridens* está presente en esta especie.

longitudinales leves. *Quetotaxia*: un par de setas largas en el primer tercio de los márgenes laterales, un par de setas largas en los ángulos posteriores, una hilera de cinco o seis pares de setas [l-(l)-l-l-l-l/l-l-l-l-(l)-l] paralelas al margen anterior, tres o cuatro pares de setas paralelas al margen posterior [(s)-m-l-l/l-l-m-(s)], una hilera de setas pequeñas y finas regularmente distribuidas en los márgenes anterior y posterior, una hilera de setas cortas en los márgenes laterales y cuatro pares de hileras longitudinales de pubescencia corta en el disco. Sutura del proepisterno visible. Apófisis prosternal redondeada. Margen anterior del prosterno con una hilera de setas largas y finas y entre seis y ocho pares de setas cortas paralelas a ella. Prosterno cubierto de pubescencia dispersa, ausente en los proepisternos. Mesoepisternos apenas hundidos (sin fosetas); metaepisterno con fosetas suaves, asociadas a la articulación de las patas. **ÉLITROS** (Fig. 109 A): aproximadamente dos veces más largos (0,60-0,62 mm) que anchos (0,33-0,34 mm), subparalelos. Entre 17 y 22 dentículos en los márgenes laterales, muy leves, progresivamente más tenues hasta ser casi imperceptibles en la zona posterior. Margen apical suavemente redondeado, con un par de dentículos muy pequeños, asociado a la 7ª estría. Ángulo humeral suavemente marcado. Disco aplanado, con carenas longitudinales laterales asociadas a la 7ª estría, formando unos surcos apreciables en el margen apical. Superficie con microrreticulación subhexagonal irregular. Poros elitrales pequeños, apenas visibles, dispersos en disco y 7ª estría. Órgano transversal escutelar con margen recto o irregular, en algunos ejemplares en posición muy atrasada. Un par de “ojales” irregulares junto a la base de los élitros. *Quetotaxia*: serie umbilicada con un grupo anterior de cuatro setas y un grupo posterior de tres setas (4+3). Un par de setas escutelares. Tres pares de setas discales (un par anterior, dos posteriores). Cinco o seis pares de hileras longitudinales de pubescencia discal corta. Setas apicales muy cortas; un par de subapicales largas. Márgenes laterales orlados con una seta corta en cada dentículo. **PATAS** (Fig. 109 B): semejantes en ambos sexos. Profémur, protibia, mesofémur y mesotibia sin caracteres especiales. Solapa metacoxal suavemente redondeada. Metatrocánteres redondeados. Metafémures suavemente angulosos. Metatibias con la región distal suavemente dilatada. Ambos sexos con una seta perpendicular muy corta en la zona distal del margen interno de meso- y metatibias. Lado interno de los fémures liso. Tarsos claramente pentámeros en todas las patas. Uñas curvadas, simples. **ABDOMEN** (Fig. 109 B): cubierto por microrreticulación irregular. Espacio intermetacoxal ancho. Fosetas ventrales muy leves o ausentes en el primer y segundo ventrito de las hembras, ausentes en machos. Último ventrito con un “cinturón” de microescultura escamosa y fina (cada escama con el borde fina e irregularmente serrado en ambos sexos), margen posterior con un par de muescas laterales y de siete a nueve pares de setas, con un marcado dimorfismo sexual: l-s-s-s-l-s-s/(s)-s-l-s-l-s-s-(s)-l. **GENITALIA MASCULINA** (Fig. 109 C 1-4): Edeago con lóbulo medio falciforme (longitud: 0,18 mm); desviado a la derecha (orientado anatómicamente) en vista dorsal. Ápice subtriangular estrecho, digitiforme y romo. Endofalo con escleritos delgados en forma de varillas, cortos e irregulares. Parámero derecho subtriangular; parámero izquierdo muy largo, hialino y engrosado distalmente, de aspecto mazudo; ambos con dos setas apicales de longitud media. Esclerito anular (IX esterno abdominal) arqueado, margen apical muy ancho y redondeado, no proyectado, muy romo y plegado hacia posterior (modelo 20, Fig. 55). **GENITALIA FEMENINA** (Fig. 109 D): no acorde al modelo general descrito por VIGNA-TAGLIANTI (1972). Gonocoxitos unguiformes, con una seta “apical” larga en la curvatura externa del margen del gonocoxito, acompañada de una seta más corta. El extremo distal del gonocoxito puede variar en distintos individuos entre formas muy puntiagudas y muy romas. Seta lateral fina en la parte media de la curvatura interna del gonocoxito, además de poros dispersos.

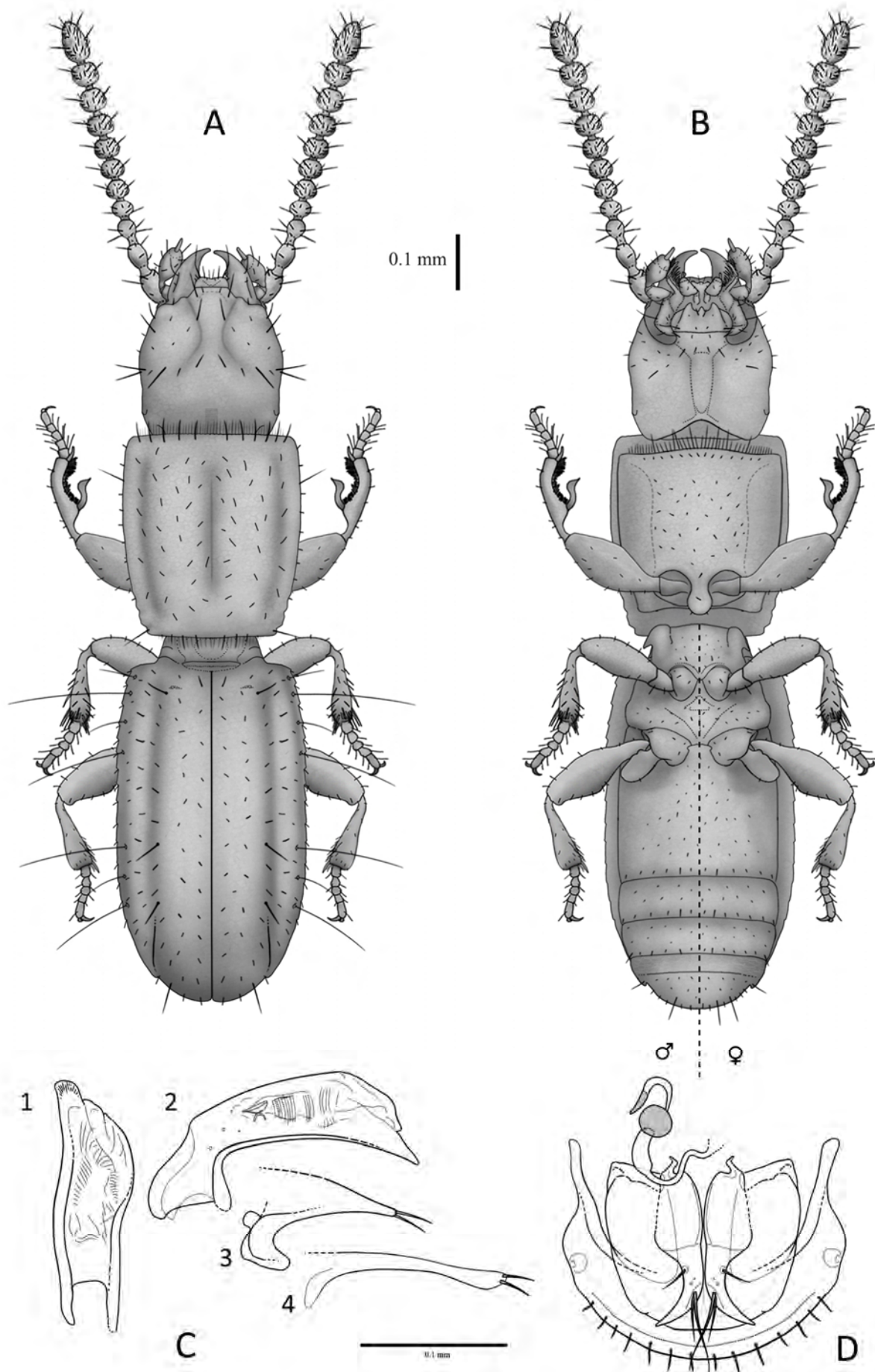


Fig. 109. *Typhlocharis josabelae* Ortuño & Gilgado 2011. A.- *Habitus* dorsal. B.- *Habitus* ventral. Escala: 0.1 mm. C.- Genitalia masculina: 1) edeago en vista dorsal, 2) edeago en vista lateral, 3) parámetro derecho, 4) parámetro izquierdo. D.- Genitalia femenina. Escala: 0.1 mm.

Gonosubcoxitos ganchudos, con la zona distal recurvada. Conducto espermatecal de longitud media, con dos tramos: uno proximal, fino (0,003 mm de diámetro) y uno distal, grueso (0,011 mm de diámetro). Espermateca subesférica, globosa y turgente (longitud 0,020 mm). Glándula espermatecal tubular-cónica (longitud: 0,018 mm), distalmente esclerotizada. Armadura genital (segmento abdominal/terguito VIII) con margen liso y redondeado, cubierto por una hilera de setas finas; proyecciones laterales de tamaño medio, gruesas y robustas.

***Typhlocharis deferreri* Zaballo & Pérez-González, 2011**

Typhlocharis deferreri Zaballo & Pérez-González: Zaballo & Pérez-González, 2011a: 43-44.

Locus Typicus: Chiclana, Cádiz, España

Material estudiado:

HOLOTIPO: 1♂ Cortijo La Mesa–La Nava. Chiclana. (36° 24' N, 06° 03' O), Cádiz, ESPAÑA, 27-01-1998, 33 m, J.P.Zaballo leg. (Coll. J.P. Zaballo, UCM). **PARATIPOS:** 28♂♂, 28♀♀, mismos datos que el holotipo; 1♂, misma localidad que el holotipo, 9-02-1997, J.P.Zaballo leg. (Coll. J.P. Zaballo y Coll. S. Pérez-González, UCM); 2♂♂, 2♀♀, mismos datos que el holotipo (Coll. D. Wrase); 2♂♂, 2♀♀, mismos datos que el holotipo (Coll. I. Ruíz-Tapiador); 2♂♂, 2♀♀, mismos datos que el holotipo (MNCN, Madrid, n° ref. 2107).

Diagnosis:

Coleóptero endógeo de pequeño tamaño, anoftalmo, con cuerpo estrecho y subrectangular cubierto de tegumento microrreticulado y pubescencia dispersa. Vértex con *pars stridens*. Margen apical de los élitros sin denticulos. Serie umbilicada con siete setas (4+3). Pro- y metafémures fuertemente angulosos. Abdomen con marcado dimorfismo sexual: machos sin fosetas y con un tubérculo medial prominente en el primer ventrito; hembras con un par de fosetas profundas y sin tubérculo. Edeago falciforme, con escleritos del endofalo robustos, en forma alargada e irregular. Genitalia femenina con gonocoxitos tubulares y espermateca subesférica irregular (Fig. 110).

Descripción:

Longitud 1,16-1,41 mm (machos), 1,17-1,48 mm (hembras). Insecto anoftalmo, despigmentado, de color amarillo pálido a marrón. Tegumento pubescente y microrreticulado (Fig. 110). **CABEZA** (Fig. 110 A y B): más ancha (0,24-0,32 mm) que larga (0,18-0,21 mm), con microescultura subhexagonal-irregular. Órgano estridulador (*pars stridens*) en la región del vértex, en ambos sexos. Depresión semilunar posterolateral en ambos lados de la cápsula cefálica. Labro subrectangular, con márgenes redondeados y una zona triangular central más esclerotizada. Clípeo con margen anterior recto. Antenas moniliformes, con 11 antenómeros subesféricos, progresivamente más cuadrados en vista lateral (**morfo 1**), el último piriforme. Tercer antenómero con pedúnculo alargado (aproximadamente 0,71 veces la longitud del cuerpo del antenómero). El patrón de *sensilla coeloconica* (**sc**) en el último antenómero consiste en tres **sc** anterodorsales y una posterodorsal. Una **sc** ventral en los antenómeros 5° y 6°. Mandíbula derecha con un diente terebral romo en el margen interno. Mandíbula izquierda sin dientes, pero con reborde bien marcado. Labio sin características especiales, el diente medio es ligeramente romo. Lígula con lóbulo medio prominente y paraglosas largas. Gula de tipo ancho, aproximadamente dos veces más larga que ancha. *Quetotaxia cefálica*: cinco pares de setas labrales (**s-l-m-s-m/m-s-m-l-s**), dos pares de setas clipeales (**l-s/s-l**), un par de setas frontales, dos pares de setas supraoculares (anterior y posterior), un par de setas supraantenas, dos pares de setas occipitales y un par de setas genales, además de pubescencia dispersa. Labio con un par de setas cerca de la base del diente medio, un par de setas largas cerca de la base de los

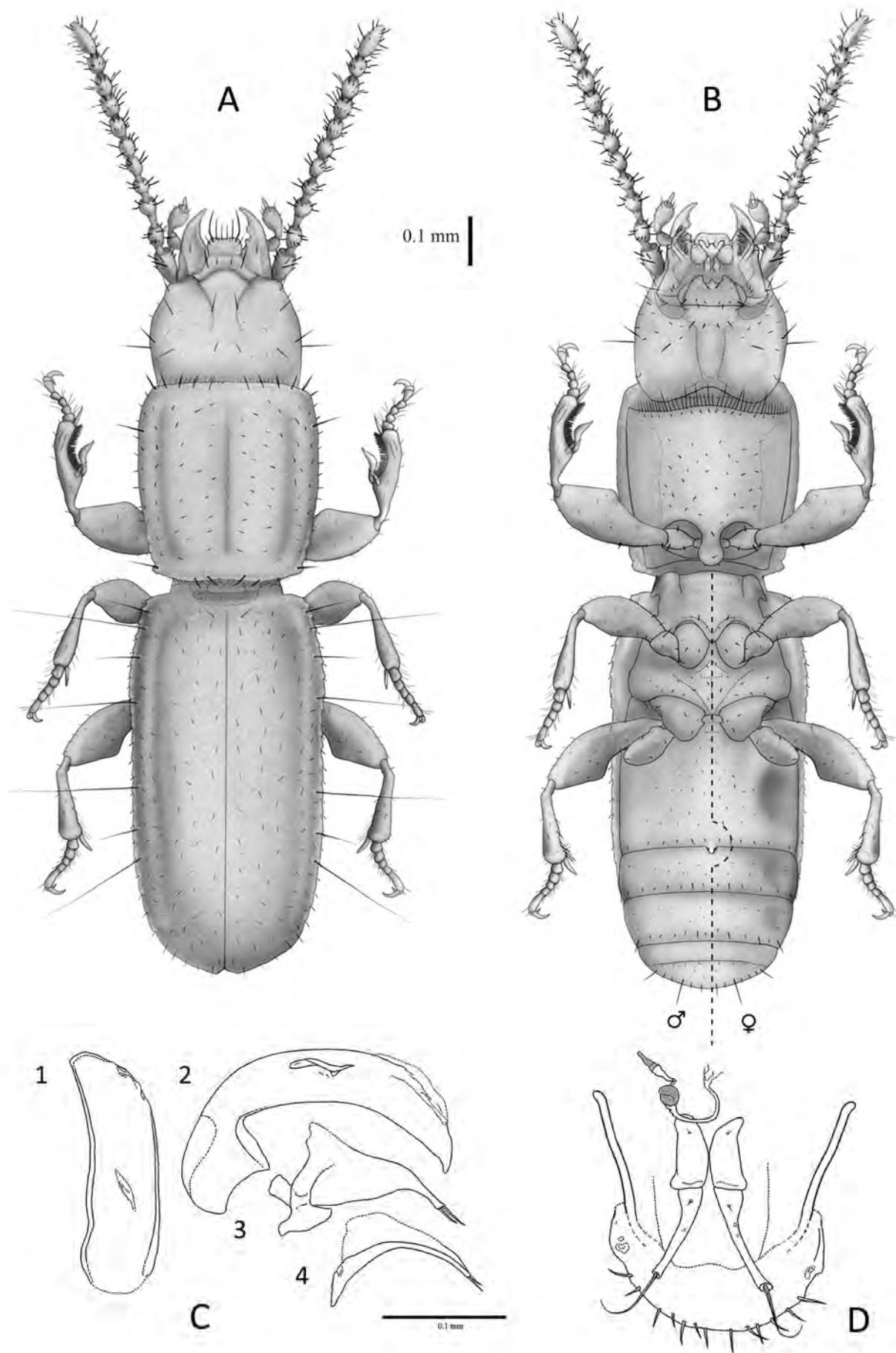


Fig. 110. *Typhlocharis deferreri* Zaballos & Pérez-González, 2011. A.- *Habitus* dorsal. B.- *Habitus* ventral. Escala: 0.1 mm. C.- Genitalia masculina: 1) edeago en vista dorsal, 2) edeago en vista lateral, 3) parámero derecho, 4) parámero izquierdo. D.- Genitalia femenina. Escala: 0.1 mm.

epilobios, un par de setas muy cortas cerca del ápice de los epilobios y dos pares de setas muy cortas cerca de la sutura posterior. Prebasilar con dos pares de setas largas cerca del margen anterior (el par lateral mucho más largo) y dos pares de setas (el par lateral mucho más largo) en la región posterior, con cierto grado de variación individual sobre este patrón básico. **TÓRAX** (Fig. X A y B): Pronoto subcuadrado, apenas más largo (0,30-0,42 mm) que ancho (0,30-0,40 mm). Margen anterior recto, levemente crenulado, con hiato medial (aproximadamente tan ancho como dos espacios entre las setas adyacentes). Margen posterior suavemente sinuoso. Dos o tres dentículos posteriores en los márgenes laterales, romos e irregulares. Superficie cubierta por microrreticulación subhexagonal. Disco aplanado, con una línea media y un par de surcos laterales leves. *Quetotaxia*: un par de setas largas en el primer tercio de los márgenes laterales, un par de setas largas en los ángulos posteriores, una hilera de cinco a seis pares de setas [1-(1)-1-1-1-1/1-1-1-1-(1)-1] paralelas al margen anterior, dos pares de setas paralelas al margen posterior [1-1/1-1], una hilera de setas pequeñas y finas regularmente distribuidas en los márgenes anterior y posterior, una hilera de setas cortas en los márgenes laterales y cuatro o cinco pares de hileras longitudinales de pubescencia corta en el disco. Sutura del proepisterno visible. Apófisis prosternal redondeada. Margen anterior del prosterno con una hilera de setas largas y finas y entre seis y ocho pares de setas cortas paralelas a ella. Prosterno cubierto de pubescencia dispersa, ausente en los proepisternos. Mesoepisternos con leves hundimientos, asociados a la articulación de la pata. Metaepisternos con un par de fosetas laterales suaves. **ÉLITROS** (Fig. 110 A): aproximadamente dos veces más largos (0,65-0,85 mm) que anchos (0,31-0,42 mm), subparalelos. Márgenes laterales con 19-21 dentículos, moderadamente marcados y progresivamente más leves hacia la zona posterior. Margen apical suavemente redondeado, sin dentículos. Disco aplanado, con carenas longitudinales laterales asociadas a la 7ª estría sin alcanzar el margen apical. Superficie con microrreticulación subhexagonal irregular. Poros elitrales pequeños y leves, dispersos a lo largo de la 7ª estría, región escutelar y disco. Órgano transversal escutelar con margen recto y un par de “ojales” cercanos a la base de los élitros. *Quetotaxia*: serie umbilicada con un grupo anterior de cuatro setas y un grupo posterior de tres setas (4+3). Un par de setas escutelares. Sin setas discales. Pubescencia discal corta, distribuida en cinco pares de hileras longitudinales. Orla apical de setas cortas. Márgenes laterales orlados con una seta corta en cada dentículo. **PATAS** (Fig. 110 B): semejantes en ambos sexos. Profémur anguloso, protibia, mesofémur y mesotibia sin caracteres especiales. Solapa metacoxal suavemente redondeada. Metatrocánteres redondeados. Metafémures marcadamente angulosos y metatibias con la región anterodistal levemente dilatada. Lado interno de los profémures cubierto de pequeñas irregularidades escamosas. Tarsos claramente pentámeros en todas las patas. Uñas curvadas, simples. **ABDOMEN** (Fig. 110 B): cubierto por microrreticulación irregular. Espacio intermetacoxal no ensanchado. Hembras con un par de fosetas ventrales profundas en el primer ventrito, fosetas leves en el segundo y tercer ventrito, ausentes en machos. Los machos tienen un tubérculo medial prominente en el margen posterior del primer ventrito, con dos pequeñas setas en su base. El último ventrito presenta un “cinturón” de microescultura escamosa y fina, cada escama con el borde fina e irregularmente serrado en ambos sexos. No hay muescas laterales en el margen posterior y el patrón de seis o siete pares de setas es sexualmente dimórfico: 1-(s)-s-s-1-s-s/m-s-1-s-s-(s)-1. **GENITALIA MASCULINA** (Fig. 110 C 1-4): Edeago con lóbulo medio falciforme, robusto (longitud: 0,22 mm), desviado a la derecha (orientado anatómicamente) en vista dorsal, con ápice subtriangular, suavemente redondeado. Endofalo con escleritos grandes con forma alargada, irregular. Parámetros subtriangulares, con dos setas apicales de tamaño medio. Esclerito anular (IX esterno abdominal) subtriangular con margen apical suavemente proyectado, moderadamente ensanchado (modelo 11, Fig. 55). **GENITALIA**

FEMENINA (Fig. 110 D): acorde al modelo general descrito por VIGNA-TAGLIANTI (1972). Gonocoxitos tubulares largos, con seta apical doble. Sin setas laterales, pero con varios poros en el gonocoxito. Gonosubcoxitos romos, redondeados. Conducto espermatecal medio, fino pero se ensancha gradualmente hacia la espermateca, que es subesférica-irregular (“forma de guisante seco”) (longitud 0,020 mm). Glándula espermatecal cónica (longitud: 0,016 mm), distalmente esclerotizada. Armadura genital (segmento abdominal/terguito VIII) con margen liso y redondeado, cubierto por una hilera de setas finas, proyecciones laterales largas y finas.

***Typhlocharis prima* Pérez-González & Zaballos, 2013**

Typhlocharis prima Pérez-González & Zaballos: Pérez-González & Zaballos, 2013a: 105-108.

Locus Typicus: La Palma del Condado, Huelva, España

Material estudiado:

HOLOTIPO: 1♂ La Palma del Condado (7 km N) (37° 26' N, 06° 37' O), Huelva, ESPAÑA, 10-02-2011, 125 m, J.P. Zaballos & S. Pérez leg. (Coll. J.P. Zaballos, UCM). **PARATIPOS:** 167♂♂, 174♀♀, mismos datos que el holotipo (Coll. J.P. Zaballos y Coll. S. Pérez-González, UCM). 2♂♂, 2♀♀, mismos datos que el holotipo (MNCN, Madrid, n° ref. 2255).

Diagnosis:

Coleóptero endógeo de pequeño tamaño, anoftalmo, con cuerpo estrecho y subrectangular cubierto de tegumento microrreticulado y pubescencia dispersa. Vértex con *pars stridens*. Élitros con márgenes serrados, leves, y margen apical con entre cuatro y seis pares de pequeños dentículos. Serie umbilicada con cinco setas (4+1). Edeago falciforme, con escleritos del endofalo en forma de varilla bifurcada. Genitalia femenina con gonocoxitos tubulares y espermateca reniforme-subesférica, irregular (Fig. 111).

Descripción:

Longitud 1,03-1,11 mm (machos), 1,01-1,17 mm (hembras). Insecto anoftalmo, despigmentado, de color amarillo pálido a marrón. Tegumento pubescente y microrreticulado (Fig. 111). **CABEZA** (Fig. 111 A y B): más ancha (0,21-0,26 mm) que larga (0,20-0,22 mm), con microescultura subhexagonal. Órgano estridulador (*pars stridens*) en la región del vértex, en ambos sexos. Depresión semilunar posterolateral en ambos lados de la cápsula cefálica. Labro subrectangular, con márgenes redondeados y una zona triangular central más esclerotizada. Clípeo con margen anterior recto. Antenas moniliformes, con 11 antenómeros progresivamente más cuadrados en vista lateral (**morfo 1**), el último piriforme. Pedúnculo del tercer antenómero no alargado. El patrón de *sensilla coeloconica* (**sc**) en el último antenómero se compone de tres **sc** anterodorsales y una posterodorsal. Una **sc** ventral en los antenómeros 5º y 6º. Mandíbula derecha con un diente terebral romo en el margen interno. Mandíbula izquierda sin dientes, pero con reborde cortante. Labio sin características especiales, el diente medio es ligeramente romo. Lígula con lóbulo medio muy prominente y paraglosas largas. Gula de tipo ancho, aproximadamente dos veces más larga que ancha. *Quetotaxia cefálica*: cinco pares de setas labrales (**s-l-m-s-m/m-s-m-l-s**), dos pares de setas clipeales (**l-s/s-l**), un par de setas frontales, dos pares de setas supraoculares (anterior y posterior), un par de setas supraantenas, tres pares de setas occipitales y dos pares de setas genales, además de pubescencia dispersa. Labio con un par de setas cerca de la base del diente medio, un par de setas largas cerca de la base de los epilobios, un par de setas muy cortas cerca del ápice de los epilobios y uno o dos pares de setas muy cortas cerca de la sutura posterior. Prebasilar con un par de setas laterales largas cerca del margen anterior, un par de setas laterales muy cortas en la región media y dos pares de setas (el par lateral mucho más

largo) en la región posterior, con cierto grado de variación individual sobre este patrón básico. **TÓRAX** (Fig. 111 A y B): Pronoto subcuadrado, algo más largo (0,26-0,32 mm) que ancho (0,24-0,30 mm), estrechado posteriormente. Márgenes anterior y posterior suavemente sinuosos. Margen anterior levemente crenulado, con hiato medial (aproximadamente tan ancho como dos espacios entre las setas adyacentes). Márgenes laterales con tres dentículos cerca de los ángulos posteriores, romos e irregulares. Superficie cubierta por microrreticulación subhexagonal. Disco aplanado, con una línea media y un par de surcos laterales leves. *Quetotaxia*: un par de setas largas en el primer tercio de los márgenes laterales, un par de setas largas en los ángulos posteriores, una hilera de cinco a seis pares de setas [l-(l)-l-l-l-l/l-l-l-l-(l)-l] paralelas al margen anterior, dos o tres pares de setas paralelas al margen posterior [(s)-l-l/l-l-(s)], una hilera de setas pequeñas y finas regularmente distribuidas en los márgenes anterior y posterior, una hilera de setas cortas en los márgenes laterales y aproximadamente cinco pares de hileras longitudinales de pubescencia corta en el disco. Sutura del proepisterno visible. Apófisis prosternal redondeada. Margen anterior del prosterno con una hilera de setas largas y finas (filiformes) y entre seis y ocho pares de setas cortas paralelas a ella [s-(s)-s-s-s-s/s-s-s-s-s-(s)-s]. Prosterno cubierto de pubescencia dispersa, ausente en los proepisternos. Mesoepisternos apenas hundidos. Metaepisternos con un par de fosetas laterales moderadamente marcadas en ambos sexos. **ÉLITROS** (Fig. 111 A): aproximadamente 2,2 veces más largos (0,55-0,65 mm) que anchos (0,25-0,30 mm), subparalelos. Márgenes laterales con 18-21 dentículos poco marcados, progresivamente más leves hacia atrás, casi inexistentes en la región apical. Margen apical suavemente redondeado, con entre cuatro y seis pares de dentículos, pequeños (con variación individual, hasta siete pares en algunos individuos). Disco aplanado, con carenas longitudinales laterales asociadas a la 7ª estría sin alcanzar el margen apical. Superficie con microrreticulación subhexagonal irregular. Poros elitrales leves presentes a lo largo de la 7ª estría, también dispersos en región escutelar y disco. Órgano transversal escutelar con margen recto y un par de “ojales” junto a la base de los élitros. *Quetotaxia*: serie umbilicada compuesta por un grupo anterior de cuatro setas y un grupo posterior de una seta (4+1). Un par de setas escutelares y un par de setas más largas que el resto de la pubescencia entre el par escutelar y la región humeral. Sin setas discales. Pubescencia discal corta, distribuida en cinco o seis pares de hileras longitudinales. Orla apical de setas cortas. Márgenes laterales orlados con una seta corta en cada dentículo; la última notablemente más larga que el resto. **PATAS** (Fig. 111 B): semejantes en ambos sexos. Profémur, protibia, mesofémur y mesotibia sin caracteres especiales. Solapa metacoxal suavemente redondeada. Metatrocánteres redondeados. Metafémures levemente angulosos y metatibias con la región anterodistal dilatada. Lado interno de los fémures liso. Tarsos claramente pentámeros en todas las patas. Uñas curvadas, simples. **ABDOMEN** (Fig. 111 B): cubierto por microrreticulación irregular. Espacio intermetacoxal no ensanchado. Sin fosetas ventrales. El último ventrito presenta un “cinturón” de microescultura escamosa y fina, cada escama con el borde fina e irregularmente serrado en ambos sexos. No hay muescas laterales en el margen posterior y el patrón de cinco o seis pares de setas es sexualmente dimórfico: l-s-s-l-s/m-s-l-s-s-l. **GENITALIA MASCULINA** (Fig. 111 C 1-4): Edeago con lóbulo medio falciforme (longitud: 0,14 mm), ligeramente desviado a la derecha (orientado anatómicamente) en vista dorsal, con ápice subtriangular, suavemente redondeado. Endofalo con escleritos robustos, en forma de varilla o rama, suavemente curvados hacia arriba en el extremo distal. Parámetros subtriangulares, con dos setas apicales de tamaño medio; el parámetro derecho se curva hacia abajo de forma característica. Esclerito anular (IX esterno abdominal) subtriangular con margen apical suavemente proyectado, estrecho (modelo 3, Fig. 55). **GENITALIA**

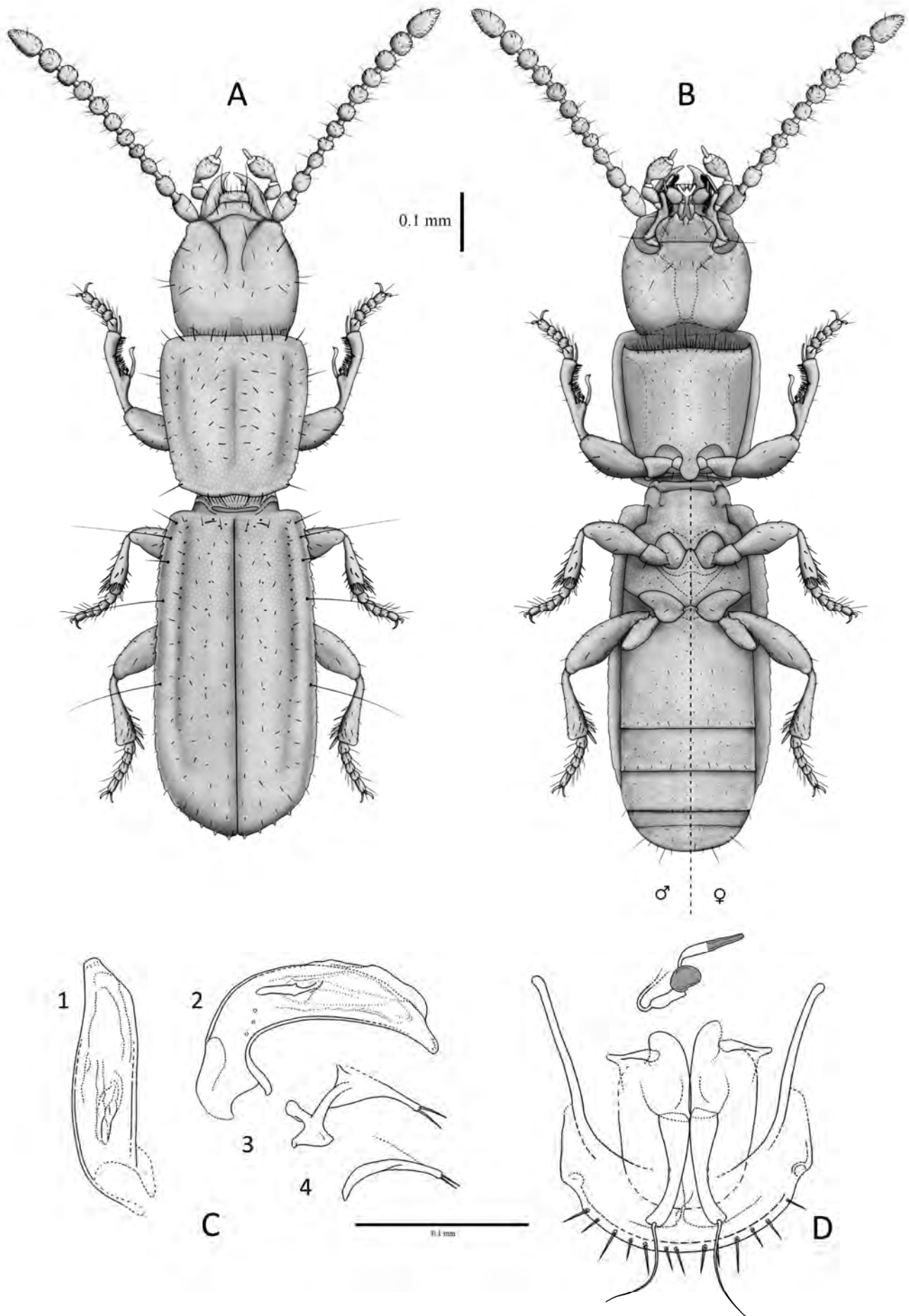


Fig. 111. *Typhlocharis prima* Pérez-González & Zaballos, 2013. A.- *Habitus* dorsal. B.- *Habitus* ventral. Escala: 0.1 mm. C.- Genitalia masculina: 1) edeago en vista dorsal, 2) edeago en vista lateral, 3) parámero derecho, 4) parámero izquierdo. D.- Genitalia femenina. Escala: 0.1 mm.

FEMENINA (Fig. 111 D): acorde al modelo general descrito por VIGNA-TAGLIANTI (1972). Gonocoxitos tubulares largos, robustos, con seta apical doble. Sin setas laterales, pero con varios poros en el gonocoxito. Gonosubcoxitos romos, redondeados. Conducto espermatecal medio-corto, dividido en una región proximal fina (0,002 mm de diámetro) y una región distal gruesa (0,008 mm de diámetro). Espermateca reniforme o subesférica irregular (longitud 0,018 mm). Glándula espermatecal cónica (longitud: 0,022 mm), distalmente esclerotizada. Armadura genital (segmento abdominal/terguito VIII) de margen liso y redondeado, con una hilera de setas finas; proyecciones laterales largas y finas.

***Typhlocharis secunda* Pérez-González & Zaballos, 2013**

Typhlocharis secunda Pérez-González & Zaballos: Pérez-González & Zaballos, 2013a: 108-110.

Locus Typicus: La Palma del Condado, Huelva, España

Material estudiado:

HOLOTIPO: 1♂ La Palma del Condado (7 km N) (37° 26' N, 06° 37' O), Huelva, ESPAÑA, 10-02-2011, 125 m, J.P. Zaballos & S. Pérez leg. (Coll. J.P. Zaballos, UCM). **PARATIPOS:** 14♂♂, 16♀♀, mismos datos que el holotipo (Coll. J.P. Zaballos y Coll. S. Pérez-González, UCM). 1♂, 1♀, mismos datos que el holotipo (MNCN, Madrid, n° ref. 2256).

Diagnosis:

Coleóptero endógeo de pequeño tamaño, anoftalmo, con cuerpo estrecho y subrectangular cubierto de tegumento microrreticulado y pubescencia dispersa. Vértex con *pars stridens*. Élitros con dentículos de los márgenes bien definidos, y margen apical con entre seis y siete pares de pequeños dentículos. Serie umbilicada con seis setas (4+2), el grupo posterior aparece muy adelantado. Edeago falciforme, con escleritos del endofalo en forma de “Y” o varilla bifurcada. Genitalia femenina con gonocoxitos tubulares y espermateca reniforme-subesférica, irregular (Fig. 112).

Descripción:

Longitud 1,30-1,53 mm (machos), 1,32-1,51 mm (hembras). Insecto anoftalmo, despigmentado, de color amarillo pálido a marrón. Tegumento pubescente y microrreticulado (Fig. 112). **CABEZA** (Fig. 112 A y B): más ancha (0,28-0,32 mm) que larga (0,25-0,30 mm), con microescultura subhexagonal. Órgano estridulador (*pars stridens*) en el vértex, en ambos sexos. Depresión semilunar posterolateral en ambos lados de la cápsula cefálica. Labro subrectangular, con márgenes redondeados y una zona triangular central más esclerotizada. Clípeo con margen anterior recto. Antenas moniliformes, con 11 antenómeros redondeados, progresivamente más cuadrados en vista lateral (**morfo 1**), el último piriforme. Pedúnculo del tercer antenómero no alargado. Patrón de *sensilla coeloconica* (**sc**) en el último antenómero con tres **sc** anterodorsales y una posterodorsal. Una **sc** ventral en los antenómeros 5° y 6°. Mandíbula derecha con dos dientes terebrales en el margen interno. Mandíbula izquierda sin dientes, pero con reborde cortante. Labio con epilobios ligeramente truncados (variable entre individuos), y diente medio romo. Lígula con lóbulo medio muy prominente y paraglosas largas. Gula ancha, casi dos veces más larga que ancha. *Quetotaxia cefálica*: cinco pares de setas labrales (**s-l-m-s-m/m-s-m-l-s**), dos pares de clipeales (**l-s/s-l**), un par de frontales, dos pares de supraoculares (anterior y posterior), un par de supraantenas, tres pares de occipitales y dos pares de genales, además de pubescencia dispersa. Labio con un par de setas cerca de la base del diente medio, un par de setas largas cerca de la base de los epilobios, un par de setas muy cortas cerca del ápice de los epilobios y uno o dos pares de setas muy cortas cerca de la sutura posterior. Prebasilar con dos pares de setas largas cerca del margen anterior (el par lateral

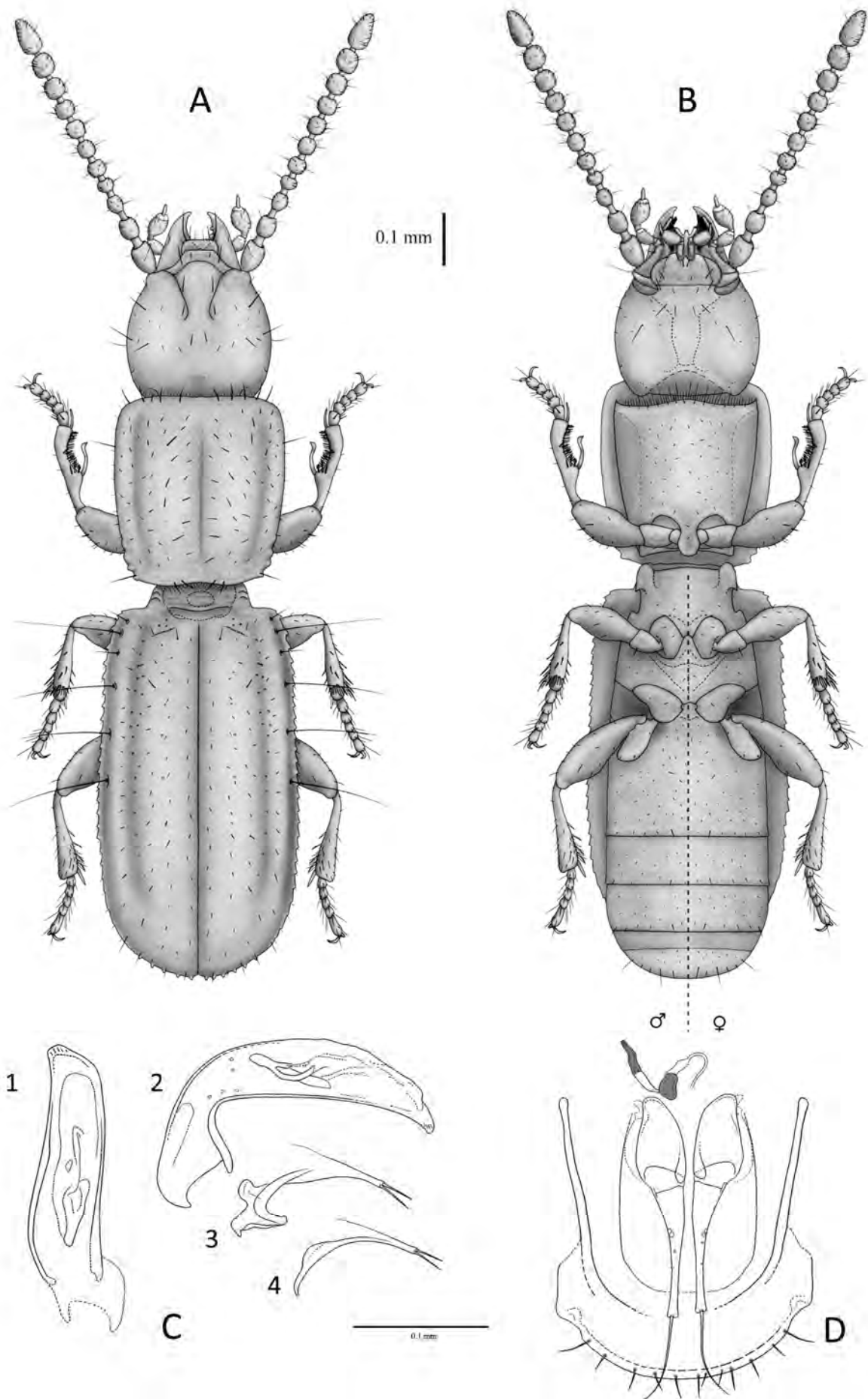


Fig. 112. *Typhlocharis secunda* Pérez-González & Zaballos, 2013. A.- *Habitus* dorsal. B.- *Habitus* ventral. Escala: 0.1 mm. C.- Genitalia masculina: 1) edeago en vista dorsal, 2) edeago en vista lateral, 3) parámero derecho, 4) parámero izquierdo. D.- Genitalia femenina. Escala: 0.1 mm.

mucho más largo), un par de setas laterales muy cortas en la región media y dos pares de setas (el par lateral mucho más largo) en la región posterior, con cierta variación individual sobre este patrón básico. **TÓRAX** (Fig. 112 A y B): Pronoto subcuadrado, algo más largo (0,35-0,43 mm) que ancho (0,32-0,38 mm), estrechado posteriormente. Márgenes anterior y posterior suavemente sinuosos. Margen anterior levemente crenulado. Hiato medial casi tan ancho como tres espacios entre las setas adyacentes. Márgenes laterales con tres o cuatro dentículos romos cerca de los ángulos posteriores. Superficie con microrreticulación subhexagonal. Disco aplanado, con una línea media y un par de surcos laterales leves. *Quetotaxia*: un par de setas largas en el primer tercio de los márgenes laterales, un par de setas largas en los ángulos posteriores, una hilera de cuatro a seis pares de setas [l-l-(l)-(m)-l-l-l-(m)-(l)-l-l] paralelas al margen anterior, dos pares de setas paralelas al margen posterior [l-l-l-l], una hilera de setas pequeñas y finas regularmente distribuidas en los márgenes anterior y posterior, una hilera de setas cortas en los márgenes laterales y cinco pares de hileras longitudinales de pubescencia corta en el disco. Sutura del proepisterno visible. Apófisis prosternal redondeada. Margen anterior del prosterno con una hilera de setas largas y finas y entre seis y ocho pares de setas cortas paralelas a ella [s-(s)-s-s-s-s/s-s-s-s-s-(s)-s]. Prosterno con pubescencia dispersa, ausente en los proepisternos. Mesoepisternos apenas hundidos. Metaepisternos con un par de fosetas laterales profundas en ambos sexos. **ÉLITROS** (Fig. 112 A): casi dos veces más largos (0,70-0,81 mm) que anchos (0,35-0,40 mm), subparalelos. Márgenes laterales con 23-25 dentículos fuertes y bien marcados en el primer tercio, progresivamente más suaves hacia la zona posterior. Margen apical suavemente redondeado, con entre seis y siete pares de pequeños dentículos. Disco aplanado, con carenas longitudinales laterales asociadas a la 7ª estría sin alcanzar el margen apical. Superficie con microrreticulación subhexagonal irregular. Poros elitrales leves presentes en región escutelar, disco y a lo largo de la 7ª estría. Órgano transversal escutelar con margen recto y un par de “ojales” junto a la base de los élitros. *Quetotaxia*: serie umbilicada compuesta por un grupo anterior de cuatro setas y un grupo posterior de dos setas (4+2), que aparecen muy adelantadas (toda la serie umbilicada se localiza en la primera mitad de la longitud elitral). Un par de setas escutelares y un par de pequeñas setas “pseudodiscales” en el primer tercio de la zona discal. Pubescencia discal corta, distribuida en cinco o seis pares de hileras longitudinales. Orla apical de cuatro o cinco pares de setas medianas. Márgenes laterales orlados con una seta corta en cada dentículo. **PATAS** (Fig. 112 B): semejantes en ambos sexos. Profémur, protibia, mesofémur y mesotibia sin caracteres especiales. Solapa metacoxal suavemente redondeada. Metatrocánteres redondeados. Metafémures levemente angulosos y metatibias con la región anterodistal dilatada. Lado interno de los fémures liso. Tarsos pentámeros en todas las patas. Uñas curvadas, simples. **ABDOMEN** (Fig. 112 B): cubierto por microrreticulación irregular. Espacio intermetacoxal no ensanchado. Fosetas ventrales ausentes o muy tenues. Último ventrito con un “cinturón” de microescultura escamosa y fina, cada escama con el borde fina e irregularmente serrado en ambos sexos. Margen posterior sin muescas laterales; hay seis o siete pares de setas, con dimorfismo sexual: l-(s)-s-s-l-s/m-s-l-s-s-(s)-l. **GENITALIA MASCULINA** (Fig. 112 C 1-4): Edeago con lóbulo medio falciforme (longitud: 0,21 mm), ligeramente desviado a la derecha (orientado anatómicamente) en vista dorsal. Ápice subtriangular, suavemente redondeado. Endofalo con escleritos bifurcados, en forma de “Y”, con una proyección lateral fuertemente curvada hacia arriba. Parámetros subtriangulares, con dos setas apicales de tamaño medio; el parámetro derecho se curva hacia abajo de forma característica. Esclerito anular (IX externo abdominal) subtriangular con margen apical muy proyectado, alargado y estrecho (modelo 3, Fig. 55). **GENITALIA FEMENINA** (Fig. 112 D): acorde al modelo descrito por VIGNA-TAGLIANTI (1972). Gonocoxitos tubulares largos y finos, con seta apical doble. Sin setas laterales, con varios poros en el gonocoxito. Gonosubcoxitos

romos, redondeados. Conducto espermatecal medio-corto, con una región proximal fina (0,002 mm de diámetro) y una región distal gruesa (0,007 mm de diámetro). Espermateca reniforme-subesférica, irregular (longitud 0,019 mm). Glándula espermatecal cónica (longitud: 0,026 mm), distalmente esclerotizada. Armadura genital (segmento abdominal/terguito VIII) de margen liso y redondeado, con una hilera de setas finas; proyecciones laterales largas y finas.

***Typhlocharis tertia* Pérez-González & Zaballos, 2013**

Typhlocharis tertia Pérez-González & Zaballos: Pérez-González & Zaballos, 2013a: 110-112.

Locus Typicus: La Palma del Condado, Huelva, España

Material estudiado:

HOLOTIPO: 1♂ La Palma del Condado (7 km N) (37° 26' N, 06° 37' O), Huelva, ESPAÑA, 10-02-2011, 125 m, J.P. Zaballos & S. Pérez leg. (Coll. J.P. Zaballos, UCM). **PARATIPOS:** 5♂♂, 9♀♀, mismos datos que el holotipo (Coll. J.P. Zaballos y Coll. S. Pérez-González, UCM). 1♀, mismos datos que el holotipo (MNCN, Madrid, n° ref. 2257).

Diagnosis:

Coleóptero endógeo de pequeño tamaño, anoftalmo, con cuerpo estrecho y subrectangular cubierto de tegumento microrreticulado y pubescencia dispersa. Vértex con *pars stridens*. Élitros con denticulos de los márgenes fuertes, ganchudos en el primer tercio de los élitros. Margen apical con tres pares de denticulos, grandes. Serie umbilicada con siete setas (4+3). Fémures con protuberancias escamosas en el margen interno. Edeago falciforme, con escleritos del endofalo en forma de “Y” o varilla bifurcada. Parámetros robustos, ensanchados. Genitalia femenina con gonocoxitos tubulares y espermateca ovoide, irregular (Fig. 113).

Descripción:

Longitud 1,55-1,75 mm (machos), 1,58-1,77 mm (hembras). Insecto anoftalmo, despigmentado, de color amarillo pálido a marrón. Tegumento pubescente y microrreticulado (Fig. 113). **CABEZA** (Fig. 113 A y B): más ancha (0,33-0,36 mm) que larga (0,32-0,35 mm), con microescultura subhexagonal. Órgano estridulador (*pars stridens*) en el vértex, en ambos sexos. Depresión semilunar posterolateral en ambos lados de la cápsula cefálica. Labro subrectangular, con márgenes redondeados y una zona triangular central más esclerotizada. Clípeo con margen anterior recto. Antenas moniliformes, con 11 antenómeros redondeados, progresivamente más cuadrados en vista lateral (**morfo 1**), el último piriforme. Tercer antenómero con pedúnculo alargado (0,78 veces la longitud del cuerpo del antenómero). Patrón de *sensilla coeloconica* (**sc**) en el último antenómero con tres **sc** anterodorsales y una posterodorsal. Una **sc** ventral en los antenómeros 5° y 6°. Mandíbula derecha con un diente terebral doble en el margen interno. Mandíbula izquierda sin dientes, pero con reborde cortante. Labio de aspecto normal, diente medio romo. Lígula con lóbulo medio bajo, suavemente convexo y paraglosas largas. Gula ancha, casi dos veces más larga que ancha. *Quetotaxia cefálica*: cinco pares de setas labrales (**s-l-m-s-m/m-s-m-l-s**), dos pares de clipeales (**l-s/s-l**), un par de frontales, dos pares de supraoculares (anterior y posterior), un par de supraantennales, tres pares de occipitales y dos pares de genales, además de pubescencia dispersa. Labio con un par de setas cerca de la base del diente medio, un par de setas largas cerca de la base de los epilobios, un par de setas muy cortas cerca del ápice de los epilobios y uno o dos pares de setas muy cortas cerca de la sutura posterior. Prebasilar con dos pares de setas largas cerca del margen anterior (el par lateral mucho más largo) y dos pares de setas (el par lateral mucho más largo) en la región posterior, con cierta variabilidad individual sobre este patrón básico. **TÓRAX** (Fig. 113 A y B): Pronoto subcuadrado, más largo (0,43-0,50 mm) que ancho (0,40-

0,42 mm), apenas estrechado posteriormente. Márgenes anterior y posterior suavemente sinuosos. Margen anterior levemente crenulado. Hiato medial estrecho (tan ancho o menos que dos espacios entre las setas adyacentes). Márgenes laterales con tres o cuatro dentículos, muy romos y leves, cerca de los ángulos posteriores. Superficie con microrreticulación subhexagonal. Disco aplanado, con una línea media y un par de surcos laterales leves. *Quetotaxia*: un par de setas largas en el primer tercio de los márgenes laterales, un par de setas largas en los ángulos posteriores, una hilera de cinco o seis pares de setas [1-1-(1)-1-1-1/1-1-1-(1)-1-1] paralelas al margen anterior, dos pares de setas paralelas al margen posterior [1-1/1-1], una hilera de setas pequeñas y finas regularmente distribuidas en los márgenes anterior y posterior, una hilera de setas cortas en los márgenes laterales y aproximadamente cinco pares de hileras longitudinales irregulares de pubescencia corta en el disco. Sutura del proepisterno visible. Apófisis prosternal redondeada. Margen anterior del prosterno con una hilera de setas largas y finas (filiformes) y entre cinco y siete pares de setas cortas paralelas a ella [s-(s)-s-s-s-s/s-s-s-s-s-(s)-s]. Prosterno cubierto de pubescencia dispersa, ausente en los proepisternos. Mesoepisternos apenas hundidos. Metaepisternos con un par de fosetas laterales moderadamente marcadas en ambos sexos. **ÉLITROS** (Fig. 113 A): aproximadamente 1,8 veces más largos (0,80-0,92 mm) que anchos (0,43-0,49 mm), subparalelos. Márgenes laterales con 19-21 dentículos muy fuertes, ganchudos en el primer tercio, algo más suaves hacia atrás, pero bien definidos incluso en la zona posterior, donde los últimos son algo más grandes. Margen apical suavemente redondeado, con tres pares de dentículos, grandes y muy marcados. Disco aplanado, con carenas longitudinales laterales asociadas a la 7ª estría sin alcanzar el margen apical. Superficie con microrreticulación subhexagonal irregular. Poros elitrales bien desarrollados, en la región escutelar, disco y a lo largo de la 7ª estría. Órgano transversal escutelar con margen recto y un par de “ojales” junto a la base de los élitros. *Quetotaxia*: serie umbilicada con un grupo anterior de cuatro setas y un grupo posterior de tres (4+3). Un par de setas escutelares. Sin discales aparentes, algunas setas destacan sobre el resto de la pubescencia. Cinco o seis pares de hileras longitudinales de pubescencia discal corta, más larga posteriormente. Orla apical de tres o cuatro pares de setas medianas. Márgenes laterales orlados con una seta corta en cada dentículo. **PATAS** (Fig. 113 B): semejantes en ambos sexos. Profémur, protibia, mesofémur y mesotibia sin caracteres especiales. Solapa metacoxal suavemente redondeada. Metatrocánteros redondeados. Metafémures levemente angulosos y metatibias con la región anterodistal dilatada. Lado interno de los fémures con protuberancias escamosas. Tarsos pentámeros en todas las patas. Uñas curvadas, simples. **ABDOMEN** (Fig. 113 B): cubierto por microrreticulación irregular. Espacio intermetacoxal no ensanchado. Fosetas ventrales suaves, más marcadas en el segundo ventrito, sólo en hembras. Último ventrito con un “cinturón” de microescultura escamosa y fina, cada escama con el borde fina e irregularmente serrado en ambos sexos. Sin muescas laterales en el margen posterior, que tiene seis u ocho pares de setas, con dimorfismo sexual: 1-(s)-s-s-1-s-s-(s)/m-s-1-s-s-(s)-1. **GENITALIA MASCULINA** (Fig. 113 C 1-4): Edeago con lóbulo medio falciforme, robusto (longitud: 0,22 mm), ligeramente desviado a la derecha (orientado anatómicamente) en vista dorsal. Ápice subtriangular, suavemente redondeado. Endofalo con escleritos bifurcados, en forma de “Y”, con una proyección lateral fuertemente curvada hacia arriba. Parámeros cortos y subtriangulares, anchos en la zona distal, con dos setas apicales de tamaño medio; el parámero derecho se curva hacia abajo. Esclerito anular (IX esterno abdominal) subtriangular con margen apical proyectado, suavemente ensanchado (en forma de espátula) y redondeado (modelo 11, Fig. 55). **GENITALIA FEMENINA** (Fig. 113 D): acorde al modelo general descrito por VIGNA-TAGLIANTI (1972). Gonocoxitos tubulares largos, con seta apical doble. Sin setas laterales, con varios poros en el gonocoxito. Gonosubcoxitos romos, redondeados. Conducto espermatecal medio, con una región

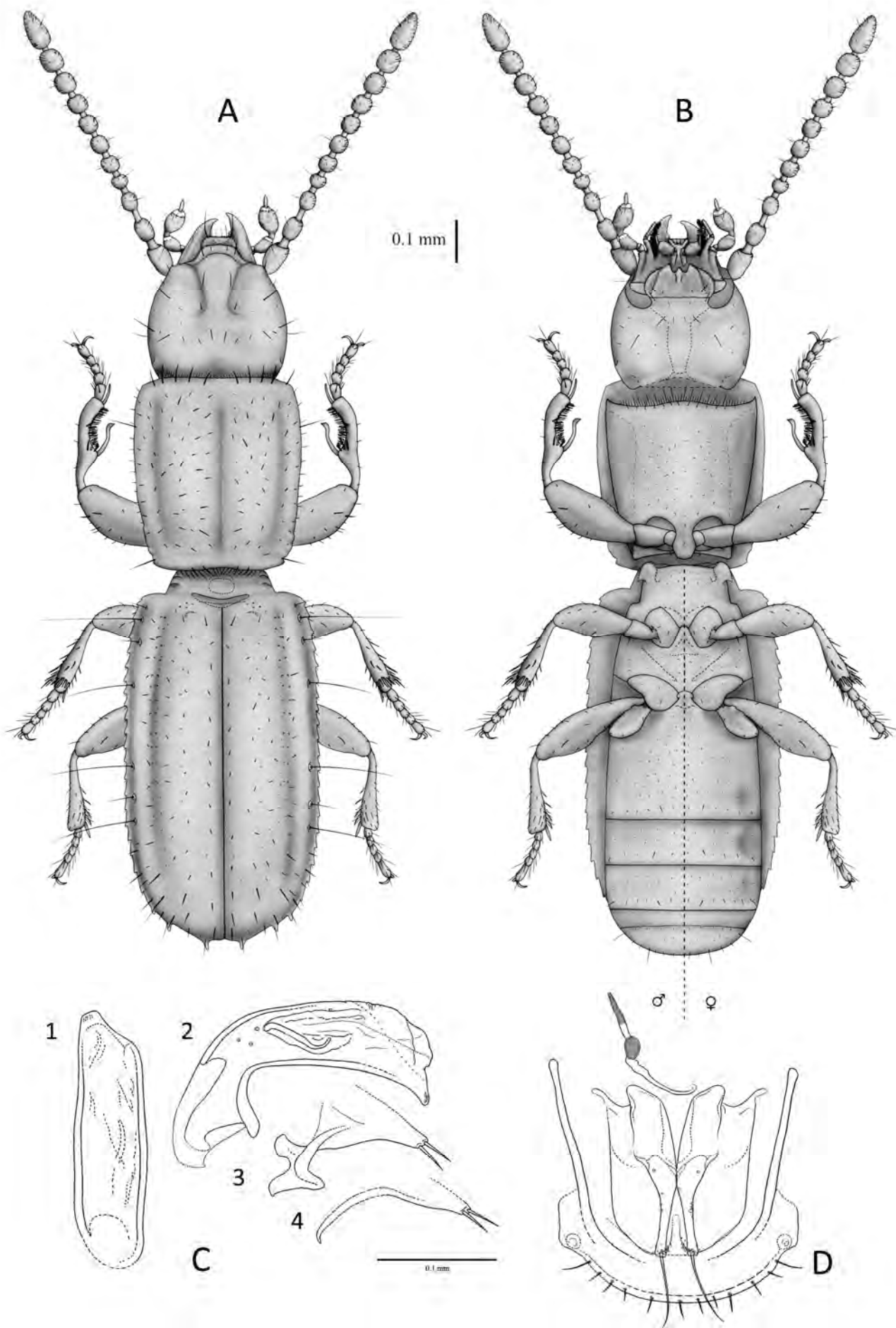


Fig. 113. *Typhlocharis tertia* Pérez-González & Zaballos, 2013. A.- *Habitus* dorsal. B.- *Habitus* ventral. Escala: 0.1 mm. C.- Genitalia masculina: 1) edeago en vista dorsal, 2) edeago en vista lateral, 3) parámero derecho, 4) parámero izquierdo. D.- Genitalia femenina. Escala: 0.1 mm.

proximal fina (0,002 mm de diámetro) y una región distal gruesa (0,007 mm de diámetro).Espermateca ovoide, irregular (longitud 0,018 mm). Glándula espermatecal cónica (longitud: 0,026 mm), distalmente esclerotizada. Armadura genital (segmento abdominal/terguito VIII) de margen liso y redondeado, con una hilera de setas finas; proyecciones laterales largas y finas.

***Typhlocharis quarta* Pérez-González & Zaballos, 2013**

Typhlocharis quarta Pérez-González & Zaballos: Pérez-González & Zaballos, 2013a: 112.

Typhlocharis quarta Pérez-González & Zaballos: Aguiar & Serrano, 2013: 54.

Locus Typicus: Barrancos, Beja, Portugal

Material estudiado:

HOLOTIPO: 1♂ Barrancos, (38° 05' N, 07° 06' O), Beja, PORTUGAL, 13-02-2011, 276 m, J.P. Zaballos & S. Pérez leg. (Coll. J.P. Zaballos, UCM). **PARATIPOS:** 7♂♂, 4♀♀, 1 élitro, mismos datos que el holotipo (Coll. J.P. Zaballos y Coll. S. Pérez-González, UCM). 1♂, mismos datos que el holotipo (MNCN, Madrid, nº ref. 2258).

Diagnosis:

Coleóptero endógeo de pequeño tamaño, anoftalmo, con cuerpo estrecho y subrectangular cubierto de tegumento microrreticulado y pubescencia dispersa. Vértex con *pars stridens*. Élitros con dentículos de los márgenes fuertes, ganchudos en el primer tercio de los élitros. Margen apical con seis pares de pequeños dentículos. Serie umbilicada con ocho setas (4+4). Fémures con protuberancias escamosas en el margen interno. Edeago falciforme, con escleritos del endofalo en forma de “C” bifurcada. Genitalia femenina con gonocoxitos tubulares y espermateca subesférica (Fig. 114).

Descripción: Longitud 1,45-1,70 mm (machos), 1,39-1,63 mm (hembras). Insecto anoftalmo, despigmentado, de color amarillo pálido a marrón. Tegumento pubescente y microrreticulado (Fig. 114). **CABEZA** (Fig. 114 A y B): casi tan ancha (0,29-0,35 mm) como larga (0,28-0,35 mm), con microescultura subhexagonal. Órgano estridulador (*pars stridens*) en el vértex, en ambos sexos. Depresión semilunar posterolateral en ambos lados de la cápsula cefálica. Labro subrectangular, con márgenes redondeados y una zona triangular central más esclerotizada. Clípeo con margen suavemente curvado. Antenas moniliformes, con 11 antenómeros redondeados, progresivamente más cuadrados en vista lateral (**morfo 1**), el último piriforme. Tercer antenómero con pedúnculo no alargado. Patrón de *sensilla coeloconica* (**sc**) en el último antenómero con tres **sc** anterodorsales y una posterodorsal. Una **sc** ventral en los antenómeros 5º y 6º. Mandíbula derecha con un diente terebral en el margen interno. Mandíbula izquierda sin dientes, pero con reborde cortante. Labio de aspecto normal, diente medio romo. Lígula con lóbulo medio bajo, suavemente convexo; paraglosas largas. Gula ancha, casi dos veces más larga que ancha. *Quetotaxia cefálica*: cinco pares de setas labrales (**s-l-m-s-m/m-s-m-l-s**), dos pares de clipeales (**l-s/s-l**), un par de frontales, dos pares de supraoculares (anterior y posterior), un par de supraantenas, tres pares de occipitales y dos pares de genales, además de pubescencia dispersa. Labio con un par de setas cerca de la base del diente medio, un par de setas largas cerca de la base de los epilobios, un par de setas muy cortas cerca del ápice de los epilobios y dos pares de setas muy cortas cerca de la sutura posterior. Prebasilar con dos pares de setas largas cerca del margen anterior (el par lateral mucho más largo), un par de setas muy cortas en la zona media y dos pares de setas (el par lateral mucho más largo) en la región posterior, con cierta variación individual sobre este patrón básico. **TÓRAX** (Fig. 114 A y B): Pronoto subcuadrado, más largo (0,36-0,48 mm) que ancho (0,35-0,43 mm), algo estrechado posteriormente. Márgenes anterior y posterior levemente sinuosos. Margen

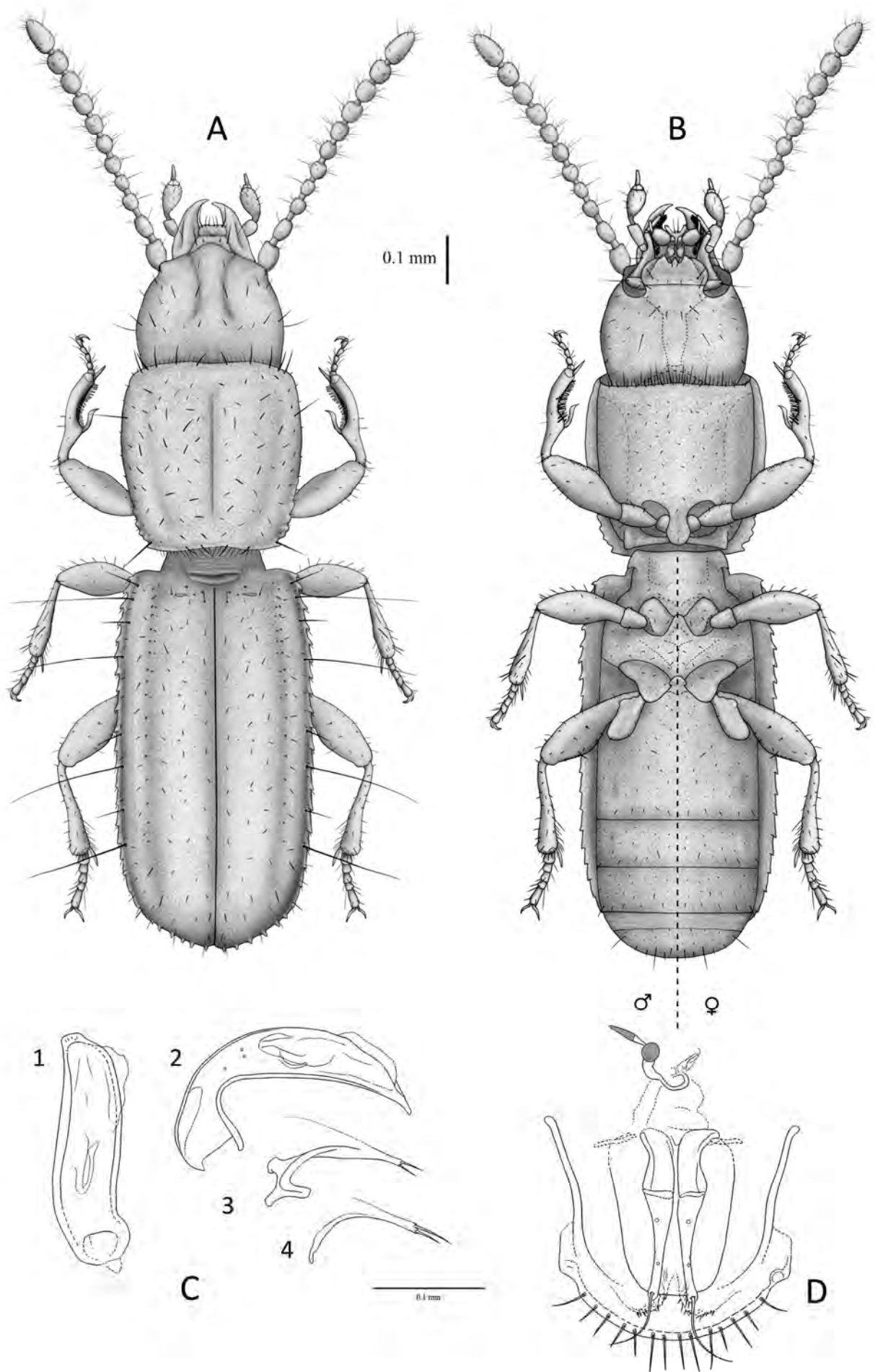


Fig. 114. *Typhlocharis quarta* Pérez-González & Zaballos, 2013. A.- *Habitus* dorsal. B.- *Habitus* ventral. Escala: 0.1 mm. C.- Genitalia masculina: 1) eedeago en vista dorsal, 2) eedeago en vista lateral, 3) parámero derecho, 4) parámero izquierdo. D.- Genitalia femenina. Escala: 0.1 mm.

anterior levemente crenulado. Sin hiato medial.. Superficie con microrreticulación subhexagonal. Disco aplanado, con una línea media y un par de surcos laterales leves. *Quetotaxia*: un par de setas largas en el primer tercio de los márgenes laterales, un par de setas largas en los ángulos posteriores, una hilera de cinco pares de setas [l-l-l-l-l/l-l-l-l-l] paralelas al margen anterior, dos pares de setas paralelas al margen posterior [m-l/l-m], una hilera de setas pequeñas y finas regularmente distribuidas en los márgenes anterior y posterior, una hilera de setas cortas en los márgenes laterales y cinco pares de hileras irregulares longitudinales de pubescencia corta en el disco. Sutura del proepisterno visible. Apófisis prosternal redondeada. Margen anterior del prosterno con una hilera de setas largas y finas y siete u ocho pares de setas cortas paralelas a ella [s-(s)-s-s-s-s-s/s-s-s-s-s-s-(s)-s]. Prosterno con pubescencia dispersa, ausente en los proepisternos. Mesoepisternos apenas hundidos. Metaepisternos con un par de fosetas laterales moderadamente marcadas en ambos sexos. **ÉLITROS** (Fig. 114 A): casi dos veces más largos (0,75-0,89 mm) que anchos (0,40-0,46 mm), subparalelos. Márgenes laterales con 19-23 dentículos muy fuertes, ganchudos en el primer tercio, más suaves hacia atrás, bien marcados en toda la longitud. Margen apical redondeado, con seis pares de dentículos pequeños. Disco aplanado, con carenas longitudinales laterales asociadas a la 7ª estría sin alcanzar el margen apical. Superficie con microrreticulación subhexagonal irregular. Poros elitrales leves, en la región escutelar, disco y a lo largo de la 7ª estría. Órgano transversal escutelar con margen recto y un par de “ojales” junto a la base de los élitros. *Quetotaxia*: serie umbilicada con un grupo anterior y un grupo posterior de cuatro setas (4+4). Un par de setas escutelares. Sin discales aparentes. Cinco o seis pares de hileras longitudinales de pubescencia discal corta. Orla apical de cuatro o cinco pares de setas medianas. Márgenes laterales orlados con una seta corta en cada dentículo. **PATAS** (Fig. 114 B): semejantes en ambos sexos. Profémur, protibia, mesofémur y mesotibia sin caracteres especiales. Solapa metacoxal suavemente redondeada. Metatrocánteres redondeados. Metafémures levemente angulosos y metatibias con la región anterodistal dilatada. Lado interno de los fémures con protuberancias escamosas. Tarsos pentámeros en todas las patas. Uñas curvadas, simples. **ABDOMEN** (Fig. 114 B): con microrreticulación irregular. Espacio intermetacoxal no ensanchado. Fosetas ventrales muy tenues o inexistentes. Último ventrito con un “cinturón” de microescultura escamosa y fina, cada escama con el borde fina e irregularmente serrado en ambos sexos. Margen posterior sin muescas laterales, con un patrón de seis o siete pares de setas sin dimorfismo sexual: l-(s)-s-s-l-s-s/s-s-l-s-s-(s)-l. **GENITALIA MASCULINA** (Fig. 114 C 1-4): Edeago con lóbulo medio falciforme, (longitud: 0,21 mm), ligeramente sinuoso, desviado a la derecha (orientado anatómicamente) en vista dorsal. Ápice subtriangular, suavemente redondeado. Endofalo con escleritos bifurcados, en forma de “C” o “J”, con una proyección dorsal y una pieza ventral larga con una ramificación lateral curvada hacia arriba. Parámeros subtriangulares, con dos setas apicales de tamaño medio; el parámero derecho se curva hacia abajo. Esclerito anular (IX externo abdominal) subtriangular con margen apical proyectado, progresivamente más estrecho y suavemente curvado en el extremo (modelo 1, Fig. 55). **GENITALIA FEMENINA** (Fig. 114 D): acorde al modelo descrito por VIGNA-TAGLIANTI (1972). Gonocoxitos tubulares largos, con seta apical doble (fusionada, parece una sola seta). Sin setas laterales, pero con varios poros en el gonocoxito. Gonosubcoxitos romos, redondeados. Conducto espermatecal medio, con dos tramos: uno proximal, fino (0,003 mm de diámetro) y uno distal, grueso (0,008 mm de diámetro). Espermateca subesférica, irregular (diámetro 0,016 mm). Glándula espermatecal cónica (longitud: 0,024 mm), distalmente esclerotizada. Armadura genital (segmento abdominal/terguito VIII) con margen liso y redondeado, cubierto por una hilera de setas finas; proyecciones laterales largas y finas.

***Typhlocharis baeturica* Pérez-González & Zaballos, 2013**

Typhlocharis baeturica Pérez-González & Zaballos: Pérez-González & Zaballos, 2013c: 251-255.

Locus Typicus: Sanlúcar de Guadiana, Huelva, España

Material estudiado:

HOLOTIPO: 1♂ Sanlúcar de Guadiana (1.7 km SE) (37° 27' N, 07° 27' O), Huelva, ESPAÑA, 11-02-2011, 61 m, J.P. Zaballos & S. Pérez leg. (Coll. J.P. Zaballos, UCM). **PARATIPOS:** 1♀, mismos datos que el holotipo; 2♂♂ misma localidad que el holotipo, 21-11-2012, J.P. Zaballos, S. Pérez & S. Ghannem leg.; 1♂, 5♀♀ Sanlúcar de Guadiana (4 km SE) (37° 26' N, 07° 26' O), Huelva, ESPAÑA, 21-11-2012, 129 m, J.P. Zaballos, S. Pérez & S. Ghannem leg. (Coll. J.P. Zaballos, UCM); 1♂ (1046043), mismos datos (Coll. C. Andújar, NHM).

Diagnosis:

Coleóptero endógeo de pequeño tamaño, anoftalmo, con cuerpo estrecho y subrectangular cubierto de tegumento microrreticulado y pubescencia dispersa. Vértex con *pars stridens*. Gula difusa, parcialmente fusionada a la cápsula cefálica. Dentículos de los márgenes de los élitros serrados, bien marcados, ganchudos en el primer tercio. Margen apical de los élitros con dos pares de dentículos (un par sutural y un par asociado a la 7ª estría), apuntados y bien definidos. Serie umbilicada con siete setas (4+3). Tarsos tetrámeros en todas las patas. Abdomen con un par de fosetas ventrales, sólo en hembras. Edeago falciforme, con escleritos del endofalo en dos piezas, forma de “tijera”. Genitalia femenina con gonocoxitos tubulares y espermateca subesférica irregular (Fig. 115).

Descripción:

Longitud 1,00-1,14 mm (machos), 1,06-1,12 mm (hembras). Insecto anoftalmo, despigmentado, de color amarillo pálido a marrón. Tegumento pubescente y microrreticulado (Fig. 115). **CABEZA** (Fig. 115 A y B): más ancha (0,23-0,26 mm) que larga (0,20-0,21 mm), cubierta de microescultura subhexagonal. Órgano estridulador (*pars stridens*) en la región del vértex, en ambos sexos. Depresión semilunar posterolateral en ambos lados de la cápsula cefálica. Labro subrectangular, con márgenes redondeados y una zona triangular central más esclerotizada. Clípeo con margen anterior levemente curvado. Antenas moniliformes, con 11 antenómeros redondeados, progresivamente más cuadrados en vista lateral (**morfo 1**), el último piriforme. Pedúnculo del tercer antenómero no alargado. El último antenómero presenta un patrón de *sensilla coeloconica* (**sc**) con tres **sc** anterodorsales y una posterodorsal. Una **sc** ventral en los antenómeros 5º y 6º. Mandíbulas sin dientes terebrales. Labio con epilobios muy apuntados, separados por un espacio ancho, con un diente medio romo. Lígula con lóbulo medio convexo y paraglosas largas. Gula difusa, parcialmente fusionada a la cápsula cefálica (la sutura sólo es visible en los extremos proximal y distal). *Quetotaxia cefálica*: cinco o seis pares de setas labrales (**s-(s)-l-m-s-m/m-s-m-l-(s)-s**), dos pares de clipeales (**l-s/s-l**), un par de frontales, dos pares de supraoculares (anterior y posterior), un par de supraantenas, un par de verticales, tres pares de occipitales y dos pares de genales, además de pubescencia dispersa. Labio con un par de setas cerca de la base del diente medio, un par de setas largas cerca de la base de los epilobios, un par de setas muy cortas cerca del ápice de los epilobios y un par de setas muy cortas cerca de la sutura posterior. Prebasilar con dos pares de setas cerca del margen anterior (el par lateral mucho más largo) y dos pares de setas (el par lateral mucho más largo) en la región posterior, con cierto grado de variación individual sobre este patrón básico. **TÓRAX** (Fig. 115 A y B): Pronoto subcuadrado, más largo (0,28-0,32 mm) que ancho (0,27-0,30 mm), un poco estrechado en la parte posterior. Margen anterior recto, levemente crenulado, con hiato medial (aproximadamente tan ancho como dos espacios entre las setas adyacentes); margen posterior suavemente sinuoso. Márgenes laterales con tres o cuatro dentículos cerca de los ángulos posteriores, apenas marcados. Superficie cubierta por microrreticulación subhexagonal. Disco aplanado, con una línea media muy fuerte y un par de surcos laterales leves. *Quetotaxia*: un par de setas largas en el primer tercio de los márgenes laterales, un par de setas largas en los ángulos posteriores, una hilera de siete a

ocho pares de setas [1-(1)-1-1-1-1-1-1-1-1-1-1-(1)-1] paralelas al margen anterior, cuatro pares de setas paralelas al margen posterior [m-m-l-m/m-l-m-m], una hilera de setas pequeñas y finas regularmente distribuidas en los márgenes anterior (lanceoladas) y posterior, una hilera de setas cortas en los márgenes laterales y cuatro pares de hileras longitudinales de pubescencia corta en el disco, distribuidas irregularmente. Sutura del proepisterno visible. Apófisis prosternal redondeada. Margen anterior del prosterno con una hilera de setas largas y finas y entre seis y ocho pares de setas cortas paralelas a él. Prosterno cubierto de pubescencia dispersa, ausente en los proepisternos. Mesoepisternos apenas hundidos (sin fosetas). Metaepisternos con fosetas suaves, bien definidas en ambos sexos. **ÉLITROS** (Fig. 115 A): casi dos veces más largos (0,52-0,62 mm) que anchos (0,27-0,30 mm), subparalelos. Márgenes laterales con 20-22 dentículos subtriangulares fuertes, “ganchudos” en el primer tercio, bien marcados en toda la longitud hasta la región apical. Margen apical suavemente redondeado, con dos pares de dentículos grandes, apuntados y bien desarrollados (un par asociado al final de la 7ª estría y otro a la sutura media). Disco aplanado, con carenas longitudinales laterales asociadas a la 7ª estría, formando unos surcos apreciables en el margen apical. Superficie con microrreticulación subhexagonal irregular. Poros elitrales leves a lo largo de la 7ª estría, algunos dispersos también en la región escutelar y discal. Órgano transversal escutelar con margen irregularmente arqueado. Un par de “ojales” cercanos a la base de los élitros. *Quetotaxia*: serie umbilicada formada por un grupo anterior de cuatro setas y un grupo posterior de tres setas (4+3). Un par de setas escutelares. Sin setas discales. Pubescencia discal distribuida en cinco o seis pares de hileras longitudinales, las setas de la tercera hilera con longitudes irregulares, largas y cortas. Orla apical de setas cortas, un par de setas subapicales medianas. Márgenes laterales orlados con una seta corta en cada dentículo. **PATAS** (Fig. 115 B): semejantes en ambos sexos. Profémur, protibia, mesofémur y mesotibia sin caracteres especiales. Solapa metacoxal triangular, angulosa o dentiforme. Metatrocánteres redondeados. Metafémures levemente angulosos y metatibias con la región anterodistal dilatada. Lado interno de meso- y metafémures cubierto de pequeñas protuberancias escamosas. Tarsos claramente tetrámeros en todas las patas. Uñas curvadas, simples. **ABDOMEN** (Fig. 115 B): cubierto por microrreticulación irregular. Espacio intermetacoxal ancho. Hembras con un par de fosetas ventrales en el primer y segundo ventrito (estas últimas muy tenues). El último ventrito presenta un “cinturón” de microescultura escamosa y fina, cada escama con el borde fina e irregularmente serrado en ambos sexos. Margen posterior con un par de muescas laterales y de seis a ocho pares de setas, con patrón sexualmente dimórfico: 1-(s)-s-s-1-s-s/1-s-1-s-s-(s)-1. **GENITALIA MASCULINA** (Fig. 115 C 1-4): Edeago con lóbulo medio falciforme (longitud: 0,17 mm), desviado a la derecha (orientado anatómicamente) en vista dorsal, con ápice subtriangular, suavemente redondeado. Endofalo con escleritos en dos piezas, con forma de “tijera”. Parámetros subtriangulares, con dos setas apicales de tamaño medio. Esclerito anular (IX esterno abdominal) subtriangular con margen apical proyectado, progresivamente más estrecho y romo, suavemente curvado en el extremo (modelo 11, Fig. 55). **GENITALIA FEMENINA** (Fig. 115 D): acorde al modelo general descrito por VIGNA-TAGLIANTI (1972). Gonocoxitos tubulares largos, con seta apical doble y dos setas en la región distal del gonocoxito, una ventral, más larga y apuntando hacia fuera, y otra dorsal, más corta y apuntando hacia dentro; además de poros en el gonocoxito. Gonosubcoxitos agudos, apuntados. Conducto espermatecal medio-largo, con dos regiones: una proximal, fina (0,002 mm de diámetro) y una distal, gruesa (0,006 mm de diámetro). Espermateca subesférica irregular (longitud 0,015 mm). Glándula espermatecal grande, cónica (longitud: 0,029 mm), distalmente esclerotizada. Armadura genital (segmento abdominal/terguito VIII) con margen liso y redondeado o algo apuntado, con una hilera de setas finas, proyecciones laterales de longitud media, abiertas en forma de “v”.

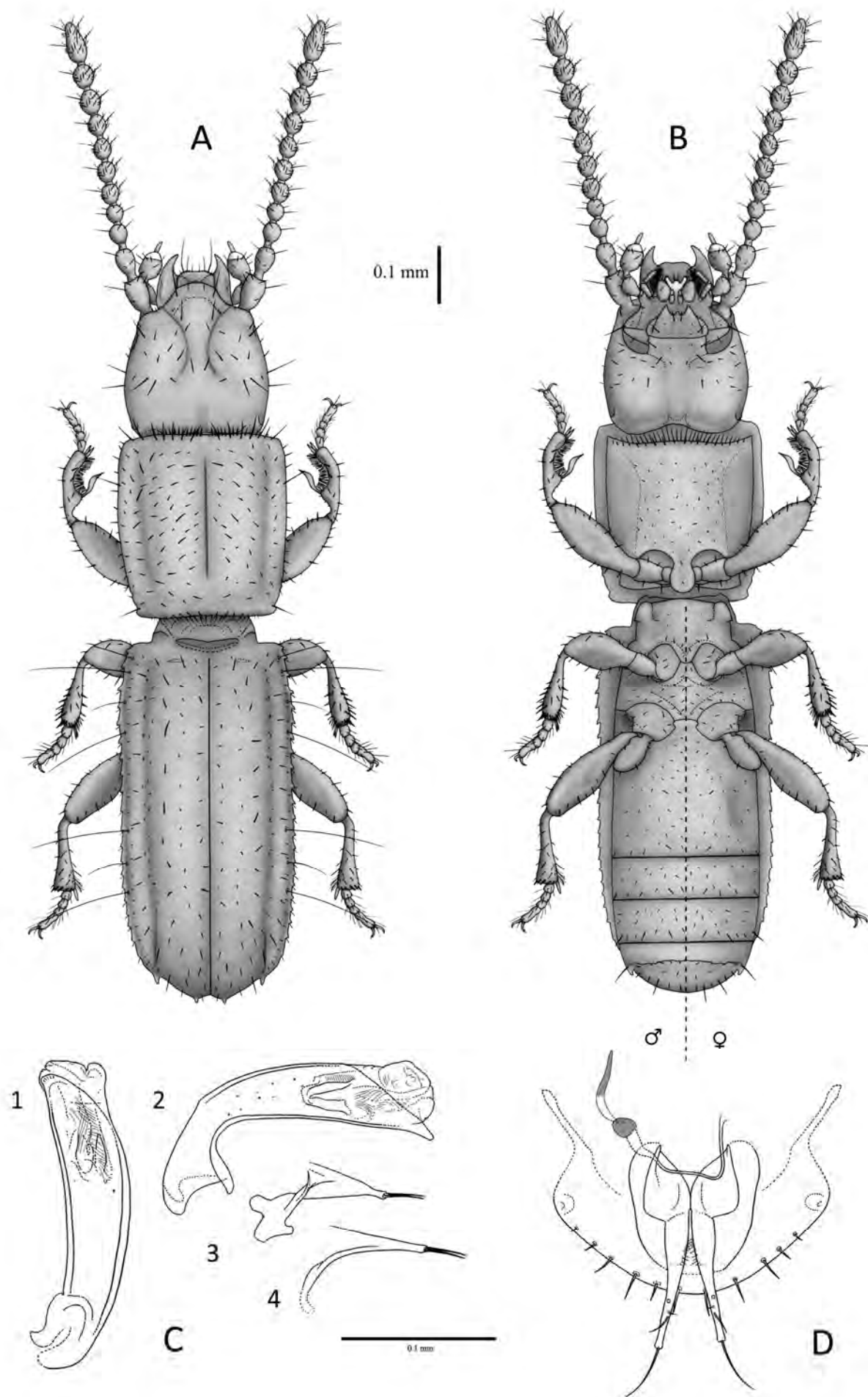


Fig. 115. *Typhlocharis baeturica* Pérez-González & Zaballos, 2013. A.- *Habitus* dorsal. B.- *Habitus* ventral. Escala: 0.1 mm. C.- Genitalia masculina: 1) edeago en vista dorsal, 2) edeago en vista lateral, 3) parámero derecho, 4) parámero izquierdo. D.- Genitalia femenina. Escala: 0.1 mm.

***Typhlocharis scrofa* Pérez-González & Zaballos, 2013**

Typhlocharis scrofa Pérez-González & Zaballos: Pérez-González & Zaballos, 2013c: 255-258.

Locus Typicus: Cumbres de San Bartolomé, Huelva, España

Material estudiado:

HOLOTIPO: 1♂ Arroyo La Dehesa, Cumbres de San Bartolomé (3.4 km SO) (38° 04' N, 06° 46'O), Huelva, ESPAÑA, 21-03- 2012, 358 m, J.P. Zaballos & S. Pérez leg. (Coll. J.P. Zaballos, UCM). **PARATIPOS:** 57♂♂, 41♀♀ mismos datos que el holotipo; (Coll. J.P. Zaballos, UCM). 1♂, 1♀ mismos datos que el holotipo (MNCN, Madrid, n° ref. 2375). 4♂♂ (1046306, 1046030, 1046031, 1046176), 3♀♀ (1046307, 1046032, 1046177) mismos datos que el holotipo; 1♀ 1046033, Río Sillo, Cumbres de San Bartolomé (7.4 km SO) (38° 03' N, 06° 49'O), Huelva, ESPAÑA, 21-03-2012, 275 m J.P. Zaballos & S. Pérez leg. (Coll. C. Andújar, NHM).

Diagnosis:

Coleóptero endógeo muy pequeño, anoftalmo, con cuerpo estrecho y subrectangular cubierto de tegumento microrreticulado y pubescencia dispersa. Vértex con *pars stridens*. Gula difusa, parcialmente fusionada a la cápsula cefálica. Élitros con dentículos muy leves, casi imperceptibles en la parte posterior. Margen apical de los élitros con dos pares de dentículos (un par sutural y un par asociado a la 7ª estría). Un par anterior de setas discales. Serie umbilicada con cinco setas (4+1). Tarsos tetrámeros en todas las patas. Edeago falciforme, con escleritos del endofalo en forma de “paréntesis”. Genitalia femenina con gonocoxitos muy cortos, en forma de maza; espermateca subesférica (Fig. 116).

Descripción:

Longitud 0,86-1,05 mm (machos), 0,88-1,07 mm (hembras). Insecto anoftalmo, despigmentado, de color amarillo pálido a marrón. Tegumento pubescente y microrreticulado (Fig. 116). **CABEZA** (Fig. 116 A y B): casi tan ancha (0,19-0,24 mm) como larga (0,17-0,23 mm), cubierta de microescultura subhexagonal. Órgano estridulador (*pars stridens*) en la región del vértex, en ambos sexos. Depresión semilunar posterolateral en ambos lados de la cápsula cefálica. Labro subrectangular, con márgenes redondeados y una zona triangular central más esclerotizada. Clípeo con margen anterior recto. Antenas moniliformes, con 11 antenómeros redondeados, progresivamente más cuadrados en vista lateral (**morfo 1**), el último piriforme. Pedúnculo del tercer antenómero corto. El último antenómero presenta un patrón de *sensilla coeloconica* (**sc**) con dos **sc** anterodorsales y una posterodorsal. Una **sc** ventral en los antenómeros 5º y 6º. Mandíbulas sin dientes terebrales. Labio normal, con un diente medio romo, pero los epilobios son bastante apuntados. Lígula con lóbulo medio prominente y paraglosas cortas y gruesas. Gula difusa, parcialmente fusionada a la cápsula cefálica (la sutura sólo es visible en los extremos proximal y distal). *Quetotaxia cefálica*: cinco o seis pares de setas labrales (**s-(s)-l-m-s-m/m-s-m-l-(s)-s**), dos pares de setas clipeales (**l-s/s-l**), un par de setas frontales, dos pares de setas supraoculares (anterior y posterior), un par de setas supraantennales, un par de setas verticales, tres pares de setas occipitales y dos pares de setas genales, además de pubescencia dispersa. Labio con un par de setas cerca de la base del diente medio, un par de setas largas cerca de la base de los epilobios, un par de setas muy cortas cerca del ápice de los epilobios y un par de setas muy cortas cerca de la sutura posterior. Prebasilar con dos pares de setas cerca del margen anterior (el par lateral mucho más largo) y dos pares de setas (el par lateral mucho más largo) en la región posterior, con cierto grado de variación individual sobre este patrón básico. **TÓRAX** (Fig. 116 A y B): Pronoto subtrapezoidal, más largo (0,23-0,30 mm) que ancho (0,21-0,26 mm), estrechado posteriormente. Margen anterior recto, levemente crenulado, con hiato medial (aproximadamente tan ancho como dos o tres espacios entre las setas adyacentes). Margen posterior suavemente curvado. Dentículos posteriores de los márgenes laterales ausentes o apenas insinuados. Superficie cubierta por microrreticulación subhexagonal. Disco aplanado, con una línea media muy fuerte y un par de surcos laterales leves. *Quetotaxia*: un par de setas largas en el primer tercio de los márgenes laterales, un par de setas largas en los ángulos posteriores, una hilera

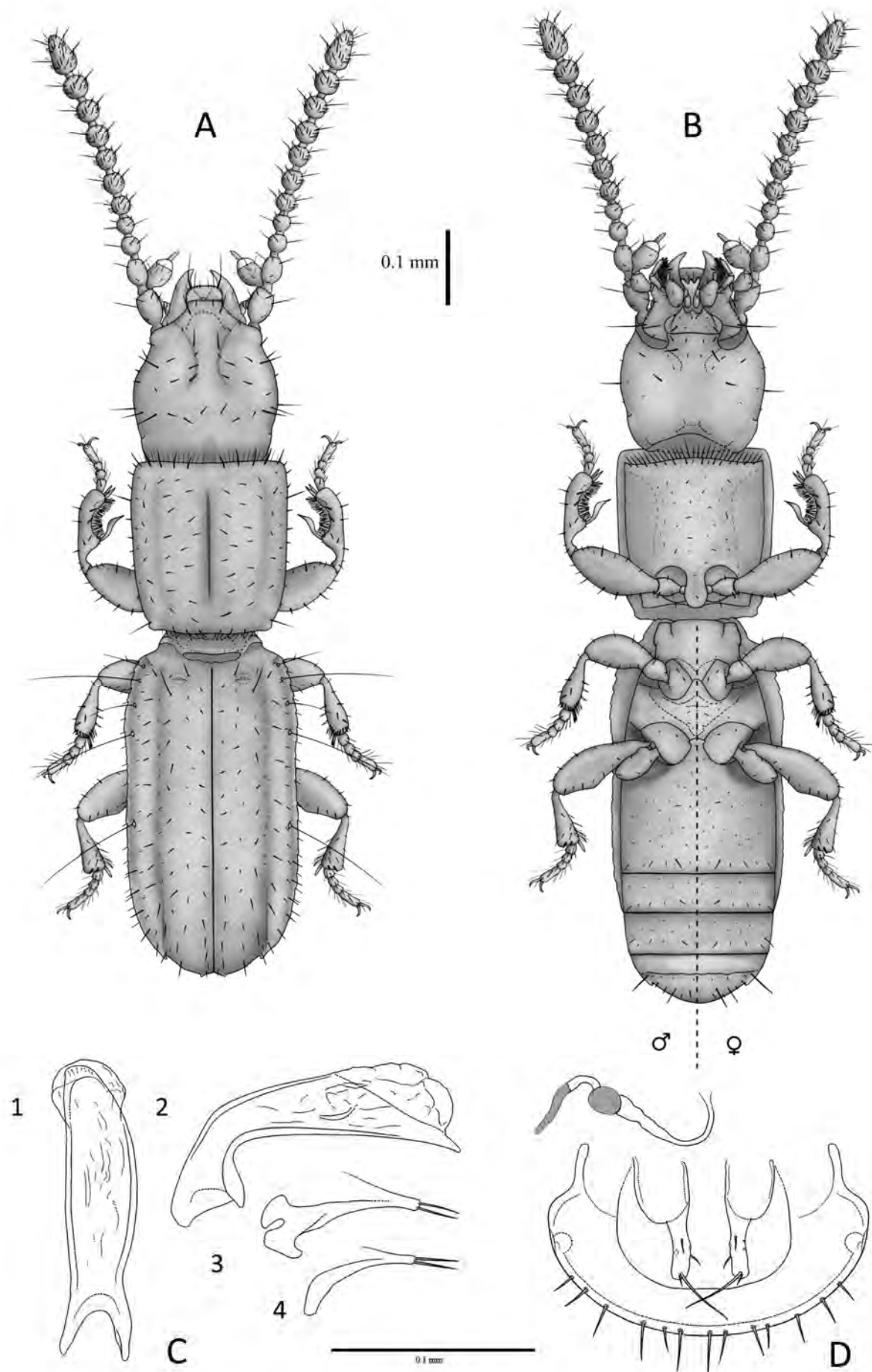


Fig. 116. *Typhlocharis scrofa* Pérez-González & Zaballos, 2013. A.- *Habitus* dorsal. B.- *Habitus* ventral. Escala: 0.1 mm. C.- Genitalia masculina: 1) edeago en vista dorsal, 2) edeago en vista lateral, 3) parámetro derecho, 4) parámetro izquierdo. D.- Genitalia femenina. Escala: 0.1 mm.

de cinco a seis pares de setas [1-(1)-1-1-1-1/1-1-1-1-(1)-1] paralelas al margen anterior, tres pares de setas paralelas al margen posterior [1-1-1/1-1], una hilera de setas pequeñas y finas regularmente distribuidas en los márgenes anterior y posterior, una hilera de setas cortas en los márgenes laterales y cuatro o cinco pares de hileras longitudinales de pubescencia corta en el disco. Sutura del proepisterno visible. Apófisis prosternal redondeada. Margen anterior del prosterno con una hilera de setas largas y finas (filiformes) y entre seis y ocho pares de setas cortas paralelas a ella. Prosterno cubierto de pubescencia dispersa, ausente en los proepisternos. Mesoepisternos con un par de fosetas suaves, algo más marcadas en las hembras. Metaepisternos con fosetas moderadamente marcadas en ambos sexos.

ÉLITROS (Fig. 116 A): aproximadamente dos veces más largos (0,44-0,56 mm) que anchos (0,22-0,27 mm), subparalelos. Márgenes laterales con 17-20 dentículos, muy sutilmente marcados y progresivamente más leves, prácticamente inexistentes tras el primer tercio. Margen apical suavemente redondeado, con dos pares de dentículos, un par asociado al final de la 7ª estría y otro a la sutura media, el último dando una característica forma en “v” al final de la sutura. Disco aplanado, con carenas longitudinales laterales asociadas a la 7ª estría, formando unos surcos apreciables en el margen apical. Superficie con microrreticulación subhexagonal irregular. Poros elitrales pequeños y dispersos, en 7ª estría, región escutelar y discal. Órgano transversal escutelar con margen más o menos recto o irregular. Un par de “ojales” cercanos a la base de los élitros. *Quetotaxia*: serie umbilicada con un grupo anterior de cuatro setas y un grupo posterior de una seta (4+1). Un par de setas escutelares. Un par anterior de setas discales. Pubescencia discal distribuida en cinco pares de hileras longitudinales, progresivamente más largas hacia la zona posterior. Orla apical de setas cortas, un par de setas subapicales medianas. Márgenes laterales orlados con una seta corta en cada dentículo.

PATAS (Fig. 116 B): semejantes en ambos sexos. Profémur, protibia, mesofémur y mesotibia sin caracteres especiales. Solapa metacoxal roma. Metatrocánteres redondeados. Metafémures levemente angulosos y metatibias con la región distal dilatada. Lado interno de los fémures liso. Tarsos claramente tetrámeros en todas las patas. Uñas curvadas, simples.

ABDOMEN (Fig. 116 B): cubierto por microrreticulación irregular. Espacio intermetacoxal medio o ligeramente ensanchado. Fosetas ventrales ausentes o apenas visibles. El último ventrito presenta un “cinturón” de microescultura escamosa y fina, cada escama con el borde fina e irregularmente serrado en ambos sexos. Margen posterior con un par de muescas laterales y de seis a siete pares de setas, con dimorfismo sexual: 1-s-s-1-s-s/s-1-s-1-s-1. En hembras, es característico que la segunda (1) y tercera (s) setas más cercanas a la zona media estén prácticamente superpuestas.

GENITALIA MASCULINA (Fig. 116 C 1-4): Edeago con lóbulo medio falciforme (longitud: 0,14 mm), más o menos recto en vista dorsal, con ápice ancho y redondeado. Endofalo con escleritos cortos y finos, en forma de “paréntesis”. Parámetros subtriangulares, con dos setas apicales de tamaño medio. Esclerito anular (IX esterno abdominal) subtriangular con margen apical proyectado, progresivamente más estrecho, extremo romo (modelo 16, Fig. 55).

GENITALIA FEMENINA (Fig. 116 D): no acorde al modelo descrito por VIGNA-TAGLIANTI (1972). Gonocoxitos cortos, en forma de maza, con dos setas apicales: una larga y una muy pequeña. Dos setas laterales cortas, apuntando hacia el interior, y poros dispersos en el gonocoxito. Gonosubcoxitos “abiertos”, la parte proximal está muy poco esclerotizada y apenas es visible. Conducto espermatecal medio-corto, con una región proximal fina (0,002 mm de diámetro) y una distal gruesa (0,007 mm de diámetro). Espermateca subesférica (longitud 0,016 mm). Glándula espermatecal tubular o cónica (longitud: 0,028 mm), distalmente esclerotizada. Armadura genital (segmento abdominal/terguito VIII) con margen liso y redondeado, cubierto por una hilera de setas finas, proyecciones laterales muy cortas.

***Typhlocharis tetramera* Pérez-González & Zaballos, 2013**

Typhlocharis tetramera Pérez-González & Zaballos: Pérez-González & Zaballos, 2013c: 258-261.

Locus Typicus: Mérida, Badajoz, España

Material estudiado:

HOLOTIPO: 1♂ Mérida (5 km NE) (38° 56' N, 06° 17' O), Badajoz, ESPAÑA, 12-12-2012, 256 m, J.P. Zaballos, S. Pérez & S. Ghannem leg. (Coll. J.P. Zaballos, UCM). **PARATIPOS:** 1♀, mismos datos que el holotipo; 2♀♀ misma localidad que el holotipo, 6-2-2013, J.P. Zaballos & S. Pérez leg.; 10♂♂, 17♀♀ misma localidad que el holotipo, 27-2-2013, J.P. Zaballos & S. Pérez leg. (Coll. J.P. Zaballos, UCM); 4♂♂ (1046065, 1046197, 1046198, 1046200), 1♀ (1046066, 1046067, 1046068, 1046199), mismos datos que el holotipo (Coll. C. Andújar, NHM).

Diagnosis:

Coleóptero endógeo muy pequeño, anoftalmo, con cuerpo estrecho y subrectangular cubierto de tegumento microrreticulado y pubescencia dispersa. Vértex con *pars stridens*. Antenas con *sensilla coeloconica* ventral sólo en el 6º antenómero. Gula difusa, parcialmente fusionada a la cápsula cefálica. Élitros con dentículos muy leves, casi imperceptibles en la parte posterior. Margen apical de los élitros con un par de dentículos, asociado a la 7ª estría. Serie umbilicada con cinco setas (4+1). Metatrocánteres suavemente acuminados. Tarsos tetrámeros en todas las patas. Uñas metatarsales con dimorfismo sexual: en forma de gubia, con sección en "D", en hembras; en punta, con sección cilíndrica en machos. Edeago falciforme, con escleritos del endofalo en forma de "paréntesis". Genitalia femenina con gonocoxitos muy cortos, en forma de maza y espermateca ovoide-subcilíndrica (Fig. 117).

Descripción:

Longitud 0,93-1,07 mm (machos), 0,93-1,10 mm (hembras). Insecto anoftalmo, despigmentado, de color amarillo pálido a marrón. Tegumento pubescente y microrreticulado (Fig. 117). **CABEZA** (Fig. 117 A y B): algo más ancha (0,20-0,25 mm) que larga (0,20-0,21 mm), con microescultura subhexagonal. Órgano estridulador (*pars stridens*) en la región del vértex, en ambos sexos. Depresión semilunar posterolateral en ambos lados de la cápsula cefálica. Labro levemente escotado, con márgenes redondeados y una zona triangular central más esclerotizada. Clípeo con margen anterior recto. Antenas moniliformes, con 11 antenómeros redondeados, progresivamente más cuadrados en vista lateral (**morfo 1**), el último piriforme. Pedúnculo del tercer antenómero corto. El último antenómero presenta un patrón de *sensilla coeloconica* (**sc**) con dos **sc** anterodorsales y una posterodorsal. Una **sc** ventral en el antenómero 6º. Mandíbulas sin dientes terebrales. Labio con epilobios en punta y un diente medio romo muy bajo. Lígula con lóbulo medio prominente y paraglosas largas. Gula difusa, parcialmente fusionada a la cápsula cefálica (sutura sólo visible en los extremos proximal y distal). *Quetotaxia cefálica*: cinco o seis pares de setas labrales (**s-(s)-l-m-s-m/m-s-m-l-(s)-s**), dos pares de setas clipeales (**l-s/s-l**), un par de setas frontales, dos pares de setas supraoculares (anterior y posterior), un par de setas supraantenas, un par de setas verticales, tres pares de setas occipitales y dos pares de setas genales, además de pubescencia dispersa. Labio con un par de setas cerca de la base del diente medio, un par de setas largas cerca de la base de los epilobios, un par de setas muy cortas cerca del ápice de los epilobios y un par de setas muy cortas cerca de la sutura posterior. Prebasilar con dos pares de setas cerca del margen anterior (el par lateral mucho más largo) y dos pares de setas (el par lateral mucho más largo) en la región posterior, con cierto grado de variación individual sobre este patrón básico. **TÓRAX** (Fig. 117 A y B): Pronoto subtrapezoidal o rectangular, claramente más largo (0,25-0,31 mm) que ancho (0,21-0,25 mm), estrechado posteriormente. Margen anterior recto, levemente crenulado. Hiato medial muy estrecho (anchura menor que dos espacios entre las setas adyacentes). Margen posterior suavemente curvado. Dentículos posteriores de los márgenes laterales ausentes o apenas insinuados. Superficie cubierta por microrreticulación subhexagonal. Disco aplanado, con una línea media débil y un par de surcos laterales leves. *Quetotaxia*: un par de setas largas en el primer tercio de los márgenes laterales, un

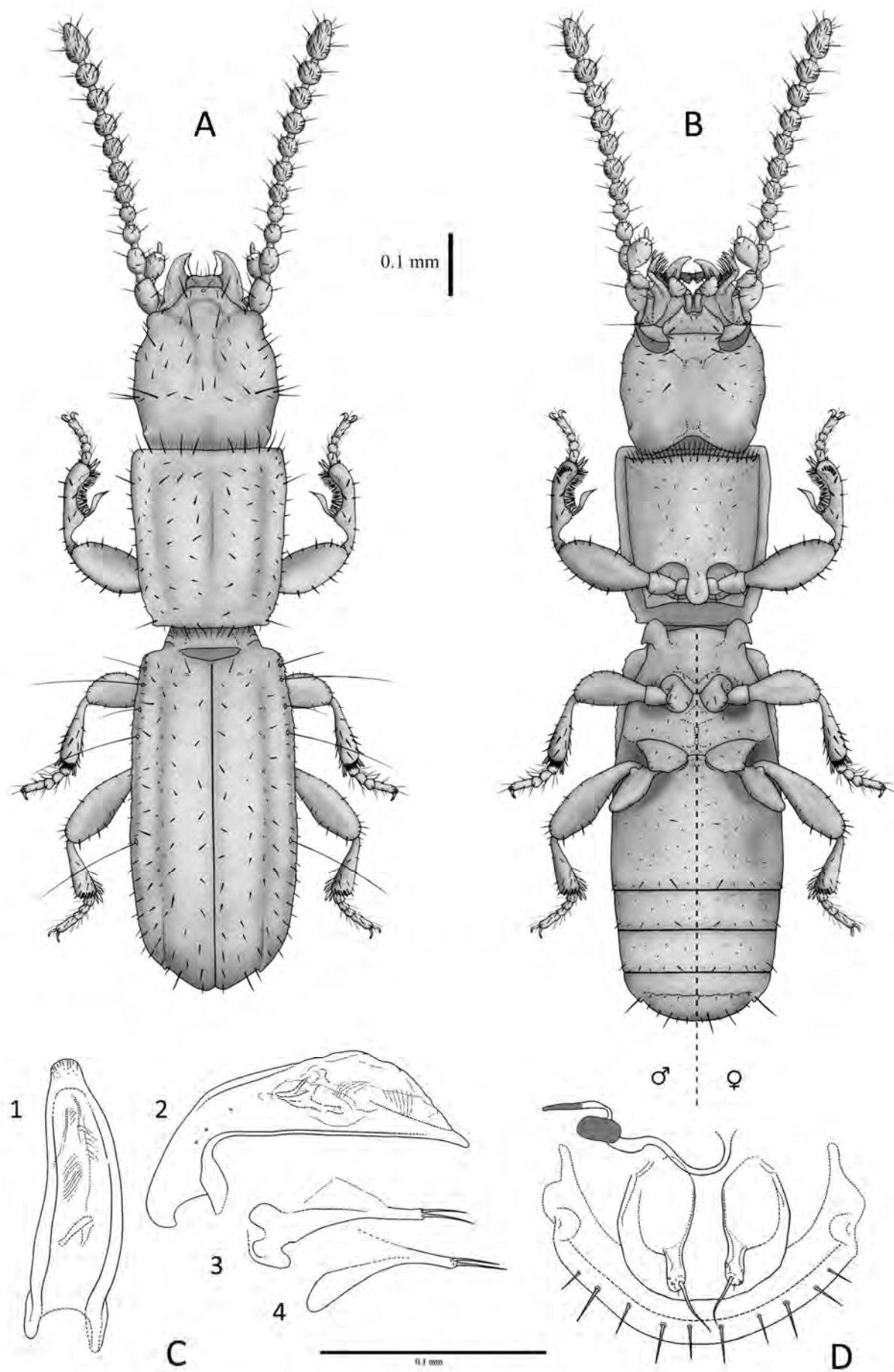


Fig. 117. *Typhlocharis tetramera* Pérez-González & Zaballos, 2013. A.- *Habitus* dorsal. B.- *Habitus* ventral. Escala: 0.1 mm. C.- Genitalia masculina: 1) edeago en vista dorsal, 2) edeago en vista lateral, 3) parámero derecho, 4) parámero izquierdo. D.- Genitalia femenina. Escala: 0.1 mm.

***Typhlocharis acutangula* Pérez-González, Zaballos & Ghannem, 2013**

Typhlocharis acutangula Pérez-González, Zaballos & Ghannem: Pérez-González et al. 2013: 48

Locus Typicus: San Silvestre de Guzmán, Huelva, España

Material estudiado:

HOLOTIPO: 1♂ San Silvestre de Guzmán (0.7 km N) (37° 23' N, 07° 21' O), Huelva, ESPAÑA, 21-11-2012, 175 m, J.P. Zaballos, S. Pérez & S. Ghannem leg. (Coll. J.P. Zaballos, UCM). **PARATIPOS:** 18♂♂, 11♀♀, mismos datos que el holotipo (Coll. J.P. Zaballos and Coll. S. Pérez-González, UCM). 1♂, 1♀, mismos datos que el holotipo (MNCN, Madrid, n° ref. 9999). 1♂ (1046036), 2♀♀ (1046178, 1046037) mismos datos que el holotipo (Coll. C. Andújar, NHM).

Diagnosis:

Coleóptero endógeo de pequeño tamaño, anoftalmo, con cuerpo estrecho y subrectangular cubierto de tegumento microrreticulado y pubescencia dispersa. Vértex con *pars stridens*. Élitros con márgenes serrados, bien marcados, y margen apical con entre cuatro y seis pares de pequeños dentículos. Serie umbilicada con seis setas (4+2). Metatibias con una proyección dentiforme característica en el extremo anterodistal. Abdomen sin fosetas ventrales. Edeago falciforme, con escleritos del endofalo en forma de varilla bifurcada. Genitalia femenina con gonocoxitos tubulares y espermateca ovoide (Fig. 118).

Descripción:

Longitud 1,14-1,35 mm (machos), 1,17-1,35 mm (hembras). Insecto anoftalmo, despigmentado, de color amarillo pálido a marrón. Tegumento pubescente y microrreticulado (Fig. 118). **CABEZA** (Fig. 118 A y B): más ancha (0,25-0,30 mm) que larga (0,24-0,27 mm), con microescultura subhexagonal y órgano estridulador (*pars stridens*) en la región del vértex, en ambos sexos. Depresión semilunar posterolateral en ambos lados de la cápsula cefálica. Labro subrectangular, con márgenes redondeados y una zona triangular central más esclerotizada. Clípeo con margen anterior recto. Antenas moniliformes, con 11 antenómeros progresivamente más cuadrados en vista lateral (**morfo 1**), el último piriforme. Pedúnculo del tercer antenómero no alargado. El patrón de *sensilla coeloconica* (**sc**) en el último antenómero consiste en tres **sc** anterodorsales y una posterodorsal. Una **sc** ventral en los antenómeros 5° y 6°. Mandíbula derecha con un diente terebral bajo y romo en el margen interno. Mandíbula izquierda sin dientes. Labio sin características especiales, el diente medio es ligeramente romo. Lígula con lóbulo medio moderadamente prominente y paraglosas largas. Gula de tipo ancho, aproximadamente dos veces más larga que ancha. *Quetotaxia cefálica*: seis pares de setas labrales (**s-s-l-m-s-m/m-s-m-l-s-s**), dos pares de setas clipeales (**l-s/s-l**), un par de setas frontales, dos pares de setas supraoculares (anterior y posterior), un par de setas supraantenas, tres pares de setas occipitales y dos pares de setas genales, además de pubescencia dispersa. Labio con un par de setas cerca de la base del diente medio, un par de setas largas cerca de la base de los epilobios, un par de setas muy cortas cerca del ápice de los epilobios y uno o dos pares de setas muy cortas cerca de la sutura posterior. Prebasilar con un par de setas laterales largas cerca del margen anterior, un par de setas laterales muy cortas en la región media y dos pares de setas (el par lateral mucho más largo) en la región posterior, con cierto grado de variación individual sobre este patrón básico. **TÓRAX** (Fig. 118 A y B): Pronoto subcuadrado, más largo (0,31-0,38 mm) que ancho (0,30-0,35 mm). Márgenes anterior y posterior suavemente sinuosos. Margen anterior levemente crenulado, con hiato medial (aproximadamente tan ancho como dos espacios entre las setas adyacentes). Márgenes laterales con dos o tres dentículos cerca de los ángulos posteriores, romos e irregulares. Superficie cubierta por microrreticulación subhexagonal. Disco aplanado, con una línea media y un par de surcos laterales leves. *Quetotaxia*: un par de setas largas en el primer tercio de los márgenes laterales, un par de setas largas en los ángulos posteriores, una hilera de cinco a seis pares de setas [**l-(l)-l-l-l-l/l-l-l-l-(l)-l**] paralelas al margen anterior, dos, raramente tres pares de setas paralelas al margen posterior [**(s)-l-l/l-l-(s)**], una hilera de setas pequeñas y finas regularmente distribuidas en los márgenes anterior (lanceoladas) y

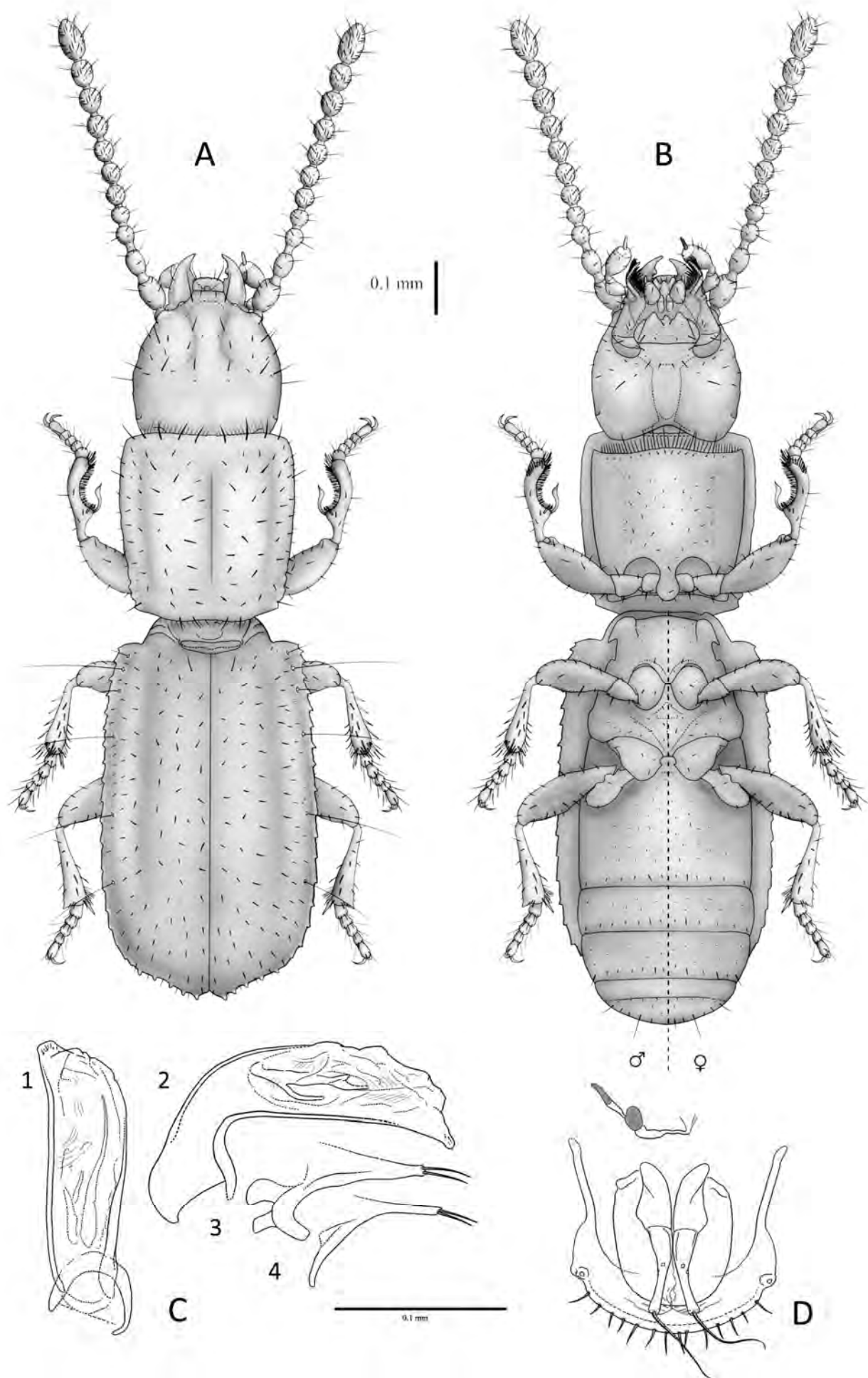


Fig. 118. *Typhlocharis acutangula* Pérez-González, Zaballos & Ghannem, 2013. A.- *Habitus* dorsal. B.- *Habitus* ventral. Escala: 0.1 mm. C.- Genitalia masculina: 1) edeago en vista dorsal, 2) edeago en vista lateral, 3) parámetro derecho, 4) parámetro izquierdo. D.- Genitalia femenina. Escala: 0.1 mm.

posterior, una hilera de setas cortas en los márgenes laterales y cuatro o cinco pares de hileras longitudinales de pubescencia corta en el disco. Sutura del proepisterno visible. Apófisis prosternal redondeada. Margen anterior del prosterno con una hilera de setas largas y finas y entre seis y ocho pares de setas cortas paralelas a ella. Prosterno cubierto de pubescencia dispersa, ausente en los proepisternos. Mesoepisternos apenas hundidos. Metaepisternos con un par de fosetas laterales moderadamente marcadas en ambos sexos. **ÉLITROS** (Fig. 118 A): aproximadamente dos veces más largos (0,60-0,72 mm) que anchos (0,33-0,39 mm), más o menos paralelos, aunque el tercio posterior es un poco más ancho. Márgenes laterales con 19-21 dentículos muy fuertes, “ganchudos” en el primer tercio y progresivamente menos marcados hacia posterior, pero llegando hasta la región apical. Margen apical suavemente redondeado, con entre cuatro y seis pares de dentículos, pequeños (afectados por variación individual, cinco pares de media). Disco aplanado, con carenas longitudinales laterales asociadas a la 7ª estría sin alcanzar el margen apical. Superficie con microrreticulación subhexagonal irregular. Poros elitrales leves, dispersos a lo largo de la 7ª estría, región escutelar y disco. Órgano transversal escutelar con margen recto y un par de “ojales” cercanos a la base de los élitros. *Quetotaxia*: serie umbilicada formada por un grupo anterior de cuatro setas y un grupo posterior de dos setas (**4+2**). Un par de setas escutelares. Sin setas discales. Pubescencia discal corta, distribuida en cinco o seis pares de hileras longitudinales. Orla apical de setas cortas. Márgenes laterales orlados con una seta corta en cada dentículo. **PATAS** (Fig. 118 B): semejantes en ambos sexos. Profémur, protibia, mesofémur y mesotibia sin caracteres especiales. Solapa metacoxal suavemente redondeada. Metatrocánteres redondeados. Metafémures levemente angulosos y metatibias con la región anterodistal dilatada, rematada en una prominente proyección dentiforme. Lado interno de meso- y metafémures cubierto de pequeñas protuberancias escamosas. Tarsos claramente pentámeros en todas las patas. Uñas curvadas, simples. **ABDOMEN** (Fig. 118 B): cubierto por microrreticulación irregular. Espacio intermetacoxal no ensanchado. Sin fosetas ventrales. El último ventrito presenta un “cinturón” de microescultura escamosa y fina, cada escama con el borde fina e irregularmente serrado en ambos sexos. No hay muescas laterales en el margen posterior y el patrón de cinco o seis pares de setas es sexualmente dimórfico: **l-s-s-l-s/m-s-l-s-s-l**. **GENITALIA MASCULINA** (Fig. 118 C 1-4): Edeago con lóbulo medio falciforme (longitud: 0,18 mm), desviado a la derecha (orientado anatómicamente) en vista dorsal, con ápice subtriangular, suavemente redondeado. Endofalo con escleritos grandes y complejos en forma de varilla o rama bifurcada, con una proyección lateral ligeramente curvada hacia arriba. Parámeros subtriangulares, con dos setas apicales de tamaño medio. Esclerito anular (IX esterno abdominal) subtriangular con margen apical proyectado, progresivamente más estrecho y suavemente curvado en el extremo (modelo 1, Fig. 55). **GENITALIA FEMENINA** (Fig. 118 D): acorde al modelo general descrito por VIGNA-TAGLIANTI (1972). Gonocoxitos tubulares largos, con seta apical doble. Sin setas laterales, pero con varios poros en el gonocoxito. Gonosubcoxitos romos, redondeados. Conducto espermatecal corto, dividido en una región proximal fina (0,0017 mm de diámetro) y una región distal gruesa (0,0045 mm de diámetro). Espermateca ovoide, irregular (longitud 0,014 mm). Glándula espermatecal cónica (longitud: 0,016 mm), distalmente esclerotizada. Armadura genital (segmento abdominal/terguito VIII) con margen liso y redondeado, cubierto por una hilera de setas finas, proyecciones laterales largas y finas.

***Typhlocharis mixta* Pérez-González, Zaballos & Ghannem, 2013**

Typhlocharis mixta Pérez-González, Zaballos & Ghannem: Pérez-González et al. 2013: 51.

Locus Typicus: Puerto de los Reventones, Badajoz, España

Material estudiado:

HOLOTIPO: 1♂ Puerto de los Reventones (11 km NE Fregenal de la Sierra) (38° 15' N, 06° 34' O), Badajoz, ESPAÑA, 22-11-2012, 500 m, J. P. Zaballos, S. Pérez & S. Ghannem leg. (Coll. J.P. Zaballos, UCM). **PARATIPOS:** 655♂♂, 612♀♀, mismos datos que el holotipo; 1♂ misma localidad que el holotipo, 24-04-2012, J. P. Zaballos & S. Pérez leg.; 10♂♂, 11♀♀ Valverde de Burguillos (4.4 km NE) (38° 21' N, 06° 31' W), Badajoz, ESPAÑA, 22-11-2012, 488 m J. P. Zaballos, S. Pérez & S. Ghannem leg. (Coll. J.P. Zaballos y Coll. S. Pérez-González, UCM). 4♂♂, 4♀♀, mismos datos que el holotipo (MNCN, Madrid, n° ref. 11612). 4♂♂ (1046045, 1046046, 1046180, 1046179), 4♀♀ (1046182, 1046183, 1046044, 1046181) mismos datos que el holotipo (Coll. C. Andújar, NHM).

Diagnosis:

Coleóptero endógeo de pequeño tamaño, anoftalmo, con cuerpo estrecho y subrectangular cubierto de tegumento microrreticulado y pubescencia dispersa. Vértex con *pars stridens*. Clípeo con un distintivo diente medio. Pronoto con hiato medial siempre ancho. Élitros con márgenes levemente serrados, poco marcados, y margen apical con entre tres y seis pares de pequeños dentículos, muy irregulares. Serie umbilicada con seis setas (4+2). Tarsos pseudotetrámeros en todas las patas. Abdomen con fosetas ventrales, sólo en hembras. Edeago falciforme, con escleritos del endofalo en forma de “arado romano”. Parámetros robustos, algo ensanchados. Genitalia femenina con gonocoxitos tubulares y spermateca subcilíndrica, corta (Fig. 119).

Descripción:

Longitud 1,21-1,49 mm (machos), 1,27-1,60 mm (hembras). Insecto anoftalmo, despigmentado, de color amarillo pálido a marrón. Tegumento pubescente y microrreticulado (Fig. 119). **CABEZA** (Fig. 119 A y B): más ancha (0,24-0,34 mm) que larga (0,22-0,30 mm), con microescultura subhexagonal y órgano estridulador (*pars stridens*) en la región del vértex, en ambos sexos. Depresión semilunar posterolateral en ambos lados de la cápsula cefálica. Labro subrectangular o levemente hendido, con márgenes redondeados y una zona triangular central más esclerotizada. Clípeo con un diente medio en el margen anterior. Antenas moniliformes, con 11 antenómeros progresivamente más cuadrados en vista lateral (**morfo 1**), el último piriforme. Pedúnculo del tercer antenómero no alargado. Patrón de *sensilla coeloconica* (**sc**) en el último antenómero formado por tres **sc** anterodorsales y una posterodorsal. Una **sc** ventral en los antenómeros 5° y 6°. Mandíbula derecha con un diente terebral prominente y apuntado en el margen interno. Mandíbula izquierda sin dientes, pero con reborde cortante. Labio sin características especiales, el diente medio es ligeramente romo. Lígula con lóbulo medio muy prominente y paraglosas largas. Gula de tipo ancho, aproximadamente dos veces más larga que ancha; suturas laterales apenas visibles en algunos ejemplares. *Quetotaxia cefálica*: seis pares de setas labrales (**s-s-l-m-s-m/m-s-m-l-s-s**), dos pares de setas clipeales (**l-s/s-l**), un par de setas frontales, dos pares de setas supraoculares (anterior y posterior), un par de setas supraantenas, tres pares de setas occipitales y dos pares de setas genales, además de pubescencia dispersa. Labio con un par de setas cerca de la base del diente medio, un par de setas largas cerca de la base de los epilobios, un par de setas muy cortas cerca del ápice de los epilobios y uno o dos pares de setas muy cortas cerca de la sutura posterior. Prebasilar con un par de setas laterales largas cerca del margen anterior, un par de setas laterales muy cortas en la región media y dos pares de setas (el par lateral mucho más largo) en la región posterior, con cierto grado de variación individual sobre este patrón básico. **TÓRAX** (Fig. 119 A y B): Pronoto subrectangular, más largo (0,32-0,45 mm) que ancho (0,30-0,40 mm) ligeramente estrechado en la parte posterior. Las proporciones del pronoto muestran un amplio grado de variación. Márgenes anterior y posterior suavemente sinuosos. Margen anterior levemente crenulado. Hiato medial ancho (algo más ancho que tres espacios entre las setas adyacentes). Márgenes laterales con dentículos cerca de los

ángulos posteriores, muy variables en forma y número, desde dos o tres, irregulares y leves a cuatro o cinco, bien marcados y en sierra. Los ángulos posteriores también varían entre salientes y apuntados a romos y bajos. Superficie cubierta por microrreticulación subhexagonal. Disco aplanado, con una línea media y un par de surcos laterales leves. *Quetotaxia*: un par de setas largas en el primer tercio de los márgenes laterales, un par de setas largas en los ángulos posteriores, una hilera de cinco a seis pares de setas [l-(l)-l-l-l-l/l-l-l-(l)-l] paralelas al margen anterior, tres pares de setas paralelas al margen posterior [s-l-l/l-l-s], una hilera de setas pequeñas y finas regularmente distribuidas en los márgenes anterior y posterior, una hilera de setas cortas en los márgenes laterales y cuatro pares de hileras longitudinales de pubescencia corta en el disco. Sutura del proepisterno visible. Apófisis prosternal redondeada. Margen anterior del prosterno con una hilera de setas largas y finas y entre seis y ocho pares de setas cortas paralelas a ella. Prosterno cubierto de pubescencia dispersa, ausente en los proepisternos. Mesoepisternos con un par de fosetas laterales, muy profundas en las hembras; suaves en los machos. Metaepisternos con un par de fosetas laterales profundas en las hembras, moderadamente marcadas en los machos. **ÉLITROS** (Fig. 119 A): aproximadamente dos veces más largos (0,64-0,85 mm) que anchos (0,32-0,41 mm), subparalelos. Márgenes laterales con 18-21 dentículos subtriangulares, leves y progresivamente menos marcados hacia posterior, pero aún visibles en la región apical. Margen apical suavemente redondeado, con entre tres y seis pares de pequeños dentículos (con un rango de variación individual muy notable, pero generalmente en combinaciones de cuatro y cinco pares). Disco aplanado, con carenas longitudinales laterales asociadas a la 7ª estría sin alcanzar el margen apical. Superficie con microrreticulación subhexagonal irregular. Poros elitrales leves, dispersos a lo largo de la 7ª estría, región escutelar y disco. Órgano transversal escutelar con margen recto, o levemente subtriangular, y un par de “ojales” junto a la base de los élitros. *Quetotaxia*: serie umbilicada formada por un grupo anterior de cuatro setas y un grupo posterior de dos setas (4+2). Un par de setas escutelares. Sin setas discales aparentes, pero la población de Puerto de los Reventones tiende a presentar un par de “pseudodiscales” anteriores (es decir, setas algo más largas que la pubescencia circundante). Pubescencia discal corta, distribuida en cinco o seis pares de hileras longitudinales. Orla apical de setas cortas. Márgenes laterales orlados con una seta corta en cada dentículo. **PATAS** (Fig. 119 B): semejantes en ambos sexos. Profémur, protibia, mesofémur y mesotibia sin caracteres especiales. Solapa metacoxal suavemente redondeada. Metatrocánteres redondeados. Metafémures sin caracteres especiales y metatibias con la región distal moderadamente dilatada y una corta seta perpendicular en el margen interno distal. Lado interno de pro- y mesofémures cubierto de pequeñas protuberancias, ausentes en metafémures. Tarsos pseudotetrámeros en todas las patas, los tarsómeros 4º y 5º están parcialmente fusionados, pero mantienen una leve traza de la membrana de articulación. Uñas curvadas, simples. **ABDOMEN** (Fig. 119 B): cubierto por microrreticulación irregular. Espacio intermetacoxal no ensanchado. Un par de fosetas ventrales profundas en el primer y segundo ventrito, sólo en hembras. El último ventrito presenta un “cinturón” de microescultura escamosa y fina, cada escama con el borde fina e irregularmente serrado en ambos sexos. No hay muescas laterales en el margen posterior y el patrón de cinco o seis pares de setas presenta dimorfismo sexual: l-s-s-l-m/m-(s)-l-s-s-l. **GENITALIA MASCULINA** (Fig. 119 C 1-4): Edeago con lóbulo medio falciforme (longitud: 0,22 mm), desviado a la derecha (orientado anatómicamente) en vista dorsal, con ápice subtriangular, “en forma de cuello de botella”, suavemente redondeado. Endofalo con escleritos en forma de “arado romano”. Parámetros subtriangulares, robustos, cortos y algo ensanchados, ambos con dos setas apicales de tamaño medio. Esclerito anular (IX externo abdominal) subtriangular con margen apical proyectado, progresivamente más estrecho y suavemente curvado en el extremo (modelo 1,

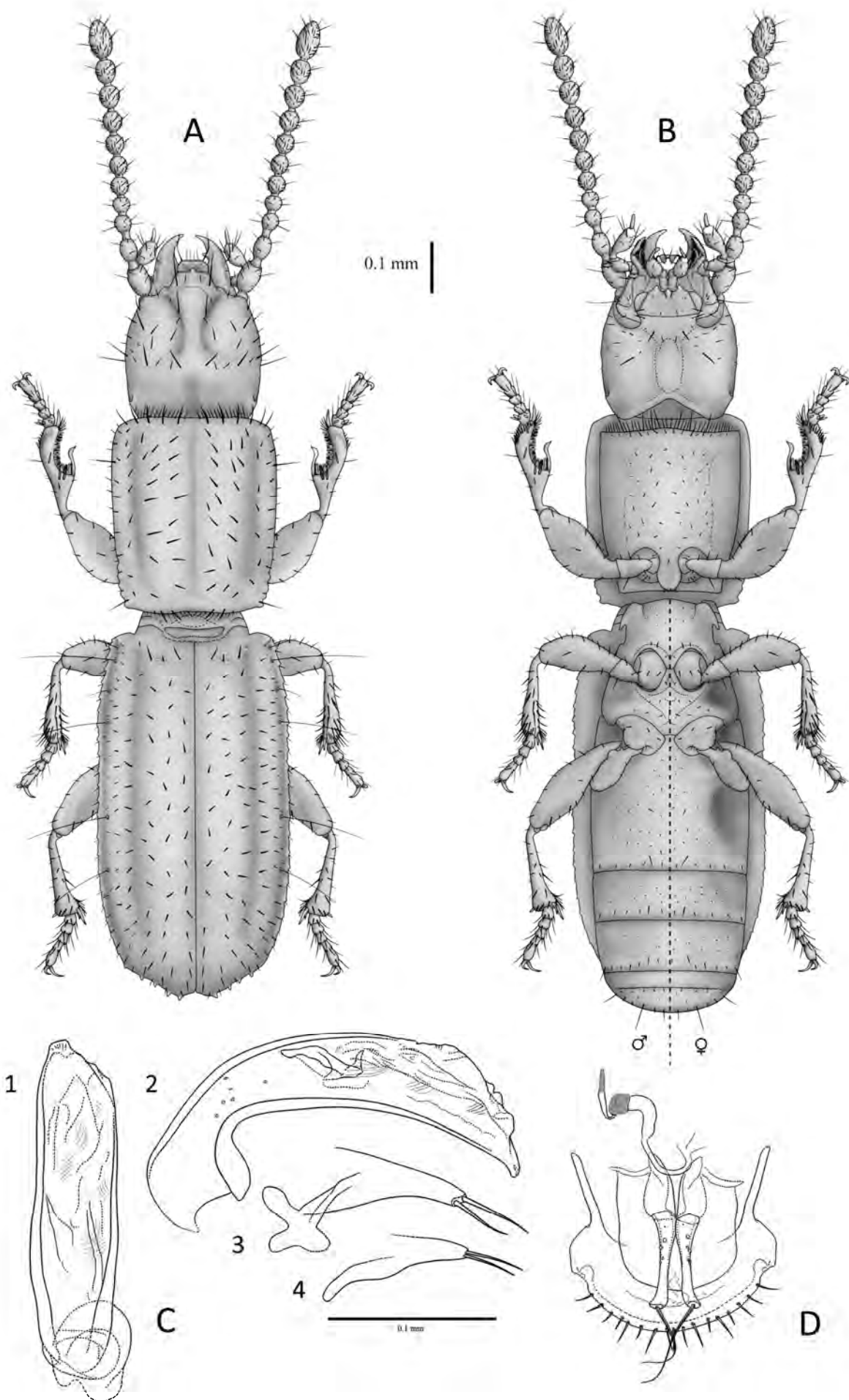


Fig. 119. *Typhlocharis mixta* Pérez-González, Zaballos & Ghannem, 2013. A.- *Habitus* dorsal. B.- *Habitus* ventral. Escala: 0.1 mm. C.- Genitalia masculina: 1) edeago en vista dorsal, 2) edeago en vista lateral, 3) parámetro derecho, 4) parámetro izquierdo. D.- Genitalia femenina. Escala: 0.1 mm.

Fig. 55). **GENITALIA FEMENINA** (Fig. 119 D): acorde al modelo general descrito por VIGNA-TAGLIANTI (1972). Gonocoxitos tubulares largos, con seta apical doble. Sin setas laterales, pero con varios poros en el gonocoxito. Gonosubcoxitos romos, redondeados. Conducto espermatecal corto-medio, con dos regiones: proximal fina (0,003 mm de diámetro) y distal gruesa (0,008 mm de diámetro). Espermateca subcilíndrica, corta, en forma de barril (longitud 0,011 mm). Glándula espermatecal cónica (longitud: 0,014 mm), distalmente esclerotizada. Armadura genital (segmento abdominal/terguito VIII) con margen liso y redondeado, cubierto por una hilera de setas finas, proyecciones laterales medio-largas y finas.

***Typhlocharis zaballosi* Serrano & Aguiar, 2014**

Typhlocharis zaballosi Serrano & Aguiar: Serrano & Aguiar, 2014: 204-207.

Locus Typicus: Cabril, Portugal

Typhlocharis zaballosi aúna un conjunto de poblaciones consideradas a día de hoy como una sola especie (Serrano & Aguiar, 2014). Sin embargo, al menos dos de estas poblaciones (Cabril y Peso da Regua) presentan diferencias morfológicas significativas (de igual o mayor magnitud que las existentes entre algunas otras especies del género consideradas taxones distintos) que han llevado a la decisión de ser tratadas como unidades taxonómicas independientes en el presente trabajo. Se describen por separado a continuación.

Población de Cabril.

Material estudiado:

PARATIPOS: 2♂♂, 2♀♀, Cabril (40° 05' N, 07° 53' O), PORTUGAL, 21-03-2007, A.R. Serrano leg. (Coll. J.P. Zaballos, UCM).

Diagnosis:

Coleóptero endógeo de pequeño tamaño, anoftalmo, con cuerpo estrecho y subrectangular cubierto de tegumento microrreticulado y pubescencia dispersa. Vértex con *pars stridens*. Clípeo con diente medio. Élitros con un par de dentículos en el margen apical, asociados a la 7ª estría y ángulos marcados en el final de la sutura. Serie umbilicada con siete setas (4+3). Fémures con protuberancias o tubérculos en el margen interno. Metatibias dilatadas distalmente. Abdomen con un par de fosetas ventrales leves, en hembras. Edeago recurvado, ápice ancho, espatulado. Escleritos del endofalo cortos e irregulares. Genitalia femenina con gonocoxitos tubulares, con seta lateral; espermateca esferoidal, grande y turgente, con una protuberancia lateral en forma de cráter (Fig. 120).

Descripción:

Longitud 1,12-1,14 mm (machos), 1,25-1,31 mm (hembras). Insecto anoftalmo, despigmentado, de color amarillo pálido a marrón. Tegumento pubescente y microrreticulado (Fig. 120). **CABEZA** (Fig. 120 A y B): más ancha (0,25-0,28 mm) que larga (0,20-0,23 mm), con superficie microrreticulada (patrón subhexagonal). Órgano estridulador (*pars stridens*) en la región del vértex, en ambos sexos. Depresión semilunar posterolateral en ambos lados de la cápsula cefálica. Labro subrectangular o suavemente redondeado, con una zona triangular central más esclerotizada. Clípeo con un diente medio en el margen anterior. Antenas moniliformes, con 11 antenómeros progresivamente subcuadrados (**morfo 1**), el último piriforme. Pedúnculo del tercer antenómero no

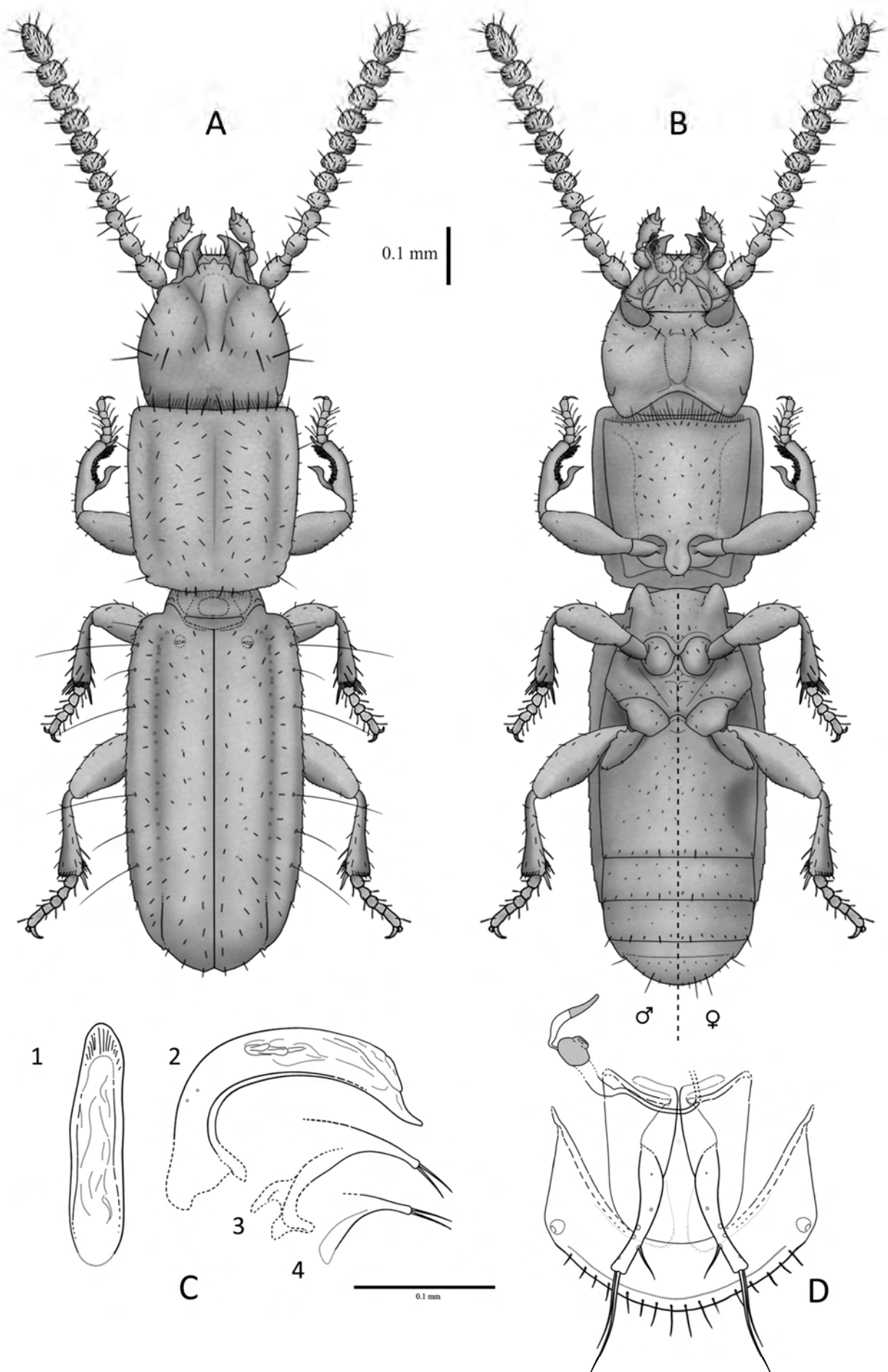


Fig. 120. *Typhlocharis zaballosi* Serrano & Aguiar 2014 (población de Cabril). A.- *Habitus* dorsal. B.- *Habitus* ventral. Escala: 0.1 mm. C.- Genitalia masculina: 1) edeago en vista dorsal, 2) edeago en vista lateral, 3) parámetro derecho, 4) parámetro izquierdo. D.- Genitalia femenina. Escala: 0.1 mm.

alargado. *Sensilla coeloconica* (sc) del último antenómero distribuidas en un patrón de tres sc anterodorsales y una posterodorsal. Una sc ventral en los antenómeros 5º y 6º. Mandíbula derecha con un diente terebral pequeño, a veces ausente, y un reborde suave. Mandíbula izquierda con reborde suavemente proyectado en forma de solapa. En los machos se aprecia un engrosamiento cuticular en forma de bulto en la parte dorsal de las mandíbulas. Labio sin características especiales, con un diente medio romo y epilobios bastante apuntados. Lígula con lóbulo medio prominente y paraglosas largas. Gula de tipo ancho, aproximadamente dos veces más larga que ancha. *Quetotaxia cefálica*: seis pares de setas labrales (s-s-l-m-s-m/m-s-m-l-s-s), dos pares de setas clipeales (l-s/s-l), un par frontales, dos pares supraoculares (anterior y posterior), un par supraantenas, dos pares de setas occipitales y un par de setas genales, además de pubescencia dispersa. Labio con un par de setas cerca de la base del diente medio, un par de setas largas cerca de la base de los epilobios, un par de setas muy cortas cerca del ápice de los epilobios y uno o dos pares de setas muy cortas cerca de la sutura posterior. Prebasilar con dos pares de setas (el par lateral mucho más largo) cerca del margen anterior y dos pares de setas (el par lateral mucho más largo) en la región posterior, de distribución irregular, variable entre individuos. **TÓRAX** (Fig. 120 A y B): Pronoto subtrapezoidal-subcuadrado, algo más largo (0,30-0,38 mm) que ancho (0,29-0,32 mm), estrechado en la parte posterior. Margen anterior entre recto y suavemente sinuoso, fuertemente crenulado, sin hiato medial. Margen posterior suavemente sinuoso o levemente curvado. Márgenes laterales con aproximadamente tres o cuatro dentículos muy bajos, romos e irregulares. Superficie cubierta por microrreticulación subhexagonal. Disco aplanado, con una línea media y un par de surcos laterales longitudinales leves. *Quetotaxia*: un par de setas largas en el primer tercio de los márgenes laterales, un par de setas largas en los ángulos posteriores, una hilera de cinco a siete pares de setas [l-(l)-(l)-l-l-l-l-l-l-(l)-(l)-l] paralelas al margen anterior, dos o tres pares de setas paralelas al margen posterior [(s)-l-l-l-l-(s)], una hilera de setas pequeñas y finas regularmente distribuidas en los márgenes anterior (lanceoladas) y posterior, una hilera de setas cortas en los márgenes laterales y cuatro pares de hileras longitudinales irregulares de pubescencia corta en el disco. Sutura del proepisterno visible, tenue en algunos individuos. Apófisis prosternal redondeada. Margen anterior del prosterno con una hilera de setas largas y finas y entre seis y ocho pares de setas cortas paralelas a ella. Prosterno cubierto de pubescencia dispersa, ausente en los proepisternos. Mesoepisternos con un par de fosetas laterales muy suaves en ambos sexos. Metaepisternos con un par de fosetas laterales moderadamente marcadas en ambos sexos. **ÉLITROS** (Fig. 120 A): aproximadamente dos veces más largos (0,60-0,70 mm) que anchos (0,30-0,35 mm), subparalelos. Márgenes laterales con 18-26 dentículos, bien definidos, progresivamente más leves hacia la zona posterior. Margen apical suavemente redondeado, con un par de dentículos pequeños asociado a la 7ª estría y un par de ángulos suturales marcados en grado variable, pero sin llegar a formar verdaderos dentículos. Ángulo humeral suavemente marcado. Disco aplanado, con carenas longitudinales laterales asociadas a la 7ª estría, formando unos surcos apreciables en el margen apical. Superficie con microrreticulación subhexagonal irregular. Poros elitrales pequeños, pero bien definidos, distribuidos a lo largo de la 7ª estría y el disco. Órgano transversal escutelar con margen recto, algo abierto. Un par de “ojales” en forma de ranura junto a la base de los élitros. *Quetotaxia*: serie umbilicada con un grupo anterior de cuatro setas y un grupo posterior de tres (4+3). Par de setas escutelares poco o nada destacado de la pubescencia circundante. Sin setas disciales aparentes. Aproximadamente cinco pares de hileras longitudinales de pubescencia discal corta. Un par de setas apicales y dos pares de subapicales, de longitud media, subiguales. Márgenes laterales orlados con una seta corta en cada dentículo. **PATAS** (Fig. 120 B): semejantes en ambos sexos. Profémur, protibia,

mesofémur y mesotibia sin caracteres especiales. Solapa metacoxal subtriangular. Metatrocánteres redondeados. Metafémures suavemente angulosos. Metatibias con la región distal dilatada. Ambos sexos presentan una seta perpendicular muy corta en la zona distal interna. Lado interno de los fémures cubierto de pequeñas escamas protuberantes. Tarsos claramente pentámeros en todas las patas. Uñas curvadas, simples. **ABDOMEN** (Fig. 120 B): cubierto por microrreticulación irregular. Espacio intermetacoxal no ensanchado. Un par de fosetas ventrales leves en el primer ventrito, en hembras. Machos sin fosetas. Último ventrito con un “cinturón” de microescultura escamosa y fina (cada escama con el borde fina e irregularmente serrado en ambos sexos), margen posterior con un par de muescas laterales y entre cinco y nueve pares de setas, con un marcado dimorfismo sexual: **l-s-s-l-s-(s)/(s)-s-l-s-l-s-s-(s)-l**. **GENITALIA MASCULINA** (Fig. 120 C 1-4): Edeago con lóbulo medio muy recurvado (longitud: 0,18 mm); recto en vista dorsal. Ápice romo, ancho y espatulado. Endofalo con escleritos cortos e irregulares. Parámetros subtriangulares, adelgazados distalmente (el parámetro izquierdo bastante curvado hacia abajo), con dos setas apicales de tamaño medio. Esclerito anular (IX esterno abdominal) subtriangular-arqueado, margen apical poco proyectado, ancho y romo (modelo 10, Fig. 55). **GENITALIA FEMENINA** (Fig. 120 D): según el modelo general descrito por VIGNA-TAGLIANTI (1972). Gonocoxitos tubulares, robustos y curvados, con seta apical doble. Seta lateral en la parte distal del gonocoxito y poros dispersos. Gonosubcoxitos en forma de lágrima con una proyección distal acodada. Conducto espermatecal medio-largo, dividido en dos regiones: una proximal, fina (0,003 mm de diámetro) y una distal, gruesa (0,009 mm de diámetro). Espermateca esférica, grande y turgente, pero irregular (longitud 0,024 mm), suele presentar una protuberancia lateral en forma de cráter. Glándula espermatecal tubular-cónica (longitud: 0,025 mm), distalmente esclerotizada. Armadura genital (segmento abdominal/terguito VIII) con margen liso y redondeado, cubierto por una hilera de setas finas; proyecciones laterales cortas y aguzadas.

Población de Peso da Régua.

Material estudiado:

PARATIPOS: 2♂♂, 2♀♀, Peso da Régua (41° 08' N, 07° 44' O), PORTUGAL, 20-04-2010, A.R. Serrano leg. (Coll. J.P. Zaballo, UCM).

Diagnosis:

Coleóptero endógeo de pequeño tamaño, anoftalmo, con cuerpo estrecho y subrectangular cubierto de tegumento microrreticulado y pubescencia dispersa. Vértex con *pars stridens*. Clípeo trilobulado, único en el género. Mandíbulas robustas. Élitros con dentículos laterales densos y serrados. Margen apical con dos pares de dentículos en el margen apical, uno asociado a la 7ª estría y otro, anguloso, a la sutura. Serie umbilicada con siete setas (4+3). Fémures con escamas protuberantes en el margen interno. Metatibias dilatadas distalmente. Abdomen con un par de fosetas ventrales muy leves o ausentes. Edeago recurvado, ápice ancho, espatulado. Escleritos del endofalo cortos e irregulares. Genitalia femenina con gonocoxitos tubulares, con seta lateral; espermateca subesférica irregular (Fig. 121).

Descripción:

Longitud 1,24-1,30 mm (machos), 1,37-1,39 mm (hembras). Insecto anoftalmo, despigmentado, de color amarillo pálido a marrón. Tegumento pubescente y microrreticulado (Fig. 121). **CABEZA** (Fig. 121 A y B): más ancha (0,28-0,32 mm) que larga (0,22-0,26 mm), con superficie microrreticulada (patrón subhexagonal). Órgano estridulador (*pars stridens*) en la región del vértex, en ambos sexos. Depresión semilunar posterolateral en ambos lados de la cápsula cefálica. Labro subrectangular, con una zona triangular central más esclerotizada. Clípeo trilobulado, el margen anterior presenta dos lóbulos laterales suaves y redondeados y una escotadura media con un diente muy bajo y

romo que no llega a la altura de los lóbulos laterales. Antenas moniliformes, con 11 antenómeros progresivamente subcuadrados (**morfo 1**), el último piriforme. Pedúnculo del tercer antenómero no alargado. Patrón de *sensilla coeloconica* (**sc**) del último antenómero formado por un patrón de tres **sc** anterodorsales y una posterodorsal. Una **sc** ventral en los antenómeros 5º y 6º. Mandíbulas robustas, con un engrosamiento cuticular abultado en la zona dorsal, en ambos sexos. Ambas mandíbulas sin dientes terebrales, con sendos rebordes muy prominentes, proyectados en forma de solapa. Labio sin características especiales, con un diente medio romo y epilobios bastante puntiagudos. Lígula con lóbulo medio curvado, paraglosas largas. Gula de tipo ancho, aproximadamente dos veces más larga que ancha. *Quetotaxia cefálica*: seis pares de setas labrales (**s-s-l-m-s-m/m-s-m-l-s-s**), dos pares de setas clipeales (**l-s/s-l**), un par frontales, dos pares supraoculares (anterior y posterior), un par supraantennales, dos pares de setas occipitales y un par de setas genales, además de pubescencia. Labio con un par de setas cerca de la base del diente medio, un par de setas largas cerca de la base de los epilobios, un par de setas muy cortas cerca del ápice de los epilobios y dos pares de setas muy cortas cerca de la sutura posterior. Prebasilar con dos pares de setas (el par lateral mucho más largo) cerca del margen anterior, dos pares laterales de setas muy cortas en la zona media y dos pares de setas (el par lateral mucho más largo) en la región posterior, con cierta variabilidad individual. **TÓRAX** (Fig. 121 A y B): Pronoto subcuadrado-rectangular, más largo (0,35-0,41 mm) que ancho (0,32-0,36 mm), apenas estrechado en la parte posterior. Margen anterior suavemente sinuoso, con crenulación bien marcada, sin hiato medial. Margen posterior recto o suavemente sinuoso. Entre tres y cinco dentículos en los márgenes laterales, muy bajos y romos. Superficie cubierta por microrreticulación subhexagonal. Disco aplanado, con una línea media y un par de surcos laterales longitudinales leves. *Quetotaxia*: un par de setas largas en el primer tercio de los márgenes laterales, un par de setas largas en los ángulos posteriores, una hilera de cinco a siete pares de setas [**l-(l)-(l)-l-l-l-l-l-l-l-l-(l)-(l)-l**] paralelas al margen anterior, dos o tres pares de setas paralelas al margen posterior [**(s)-l-l-l-l(s)**], una hilera de setas pequeñas y finas regularmente distribuidas en los márgenes anterior (gruesas) y posterior (finas), una hilera de setas cortas en los márgenes laterales y cuatro pares de hileras longitudinales irregulares de pubescencia corta en el disco. Sutura del proepisterno visible. Apófisis prosternal redondeada. Margen anterior del prosterno con una hilera de setas largas y finas y entre seis y ocho pares de setas cortas paralelas a ella. Prosterno cubierto de pubescencia dispersa, ausente en los proepisternos. Mesoepisternos con un par de fosetas laterales suaves, algo más marcadas en hembras. Metaepisternos con un par de fosetas laterales moderadamente marcadas en ambos sexos. **ÉLITROS** (Fig. 121 A): aproximadamente dos veces más largos (0,67-0,73 mm) que anchos (0,30-0,35 mm), subparalelos. Márgenes laterales con 22-26 dentículos fuertemente marcados, densos y de aspecto serrado, progresivamente más leves hacia la zona posterior, pero definidos en toda la longitud. Margen apical suavemente redondeado, con dos pares de dentículos: uno asociado a la 7ª estría y uno asociado a la sutura. Ángulo humeral suavemente marcado. Disco aplanado, con carenas longitudinales laterales asociadas a la 7ª estría, formando unos surcos apreciables en el margen apical. Superficie con microrreticulación subhexagonal irregular. Poros elitrales pequeños pero bien definidos, en la 7ª estría y el disco. Órgano transversal escutelar con margen suavemente curvado. Un par de “ojales” en forma de ranura junto a la base de los élitros. *Quetotaxia*: serie umbilicada con un grupo anterior de cuatro setas y un grupo posterior de tres (**4+3**). Par de setas escutelares corto, apenas distinguible de la pubescencia circundante. Sin setas discales aparentes. Aproximadamente cinco pares de hileras longitudinales de pubescencia discal corta. Un par apical y dos pares subapicales de setas de longitud media-corta. Márgenes laterales orlados con una seta corta en cada dentículo. **PATAS** (Fig. 121 B): similares en ambos sexos. Profémur, protibia,

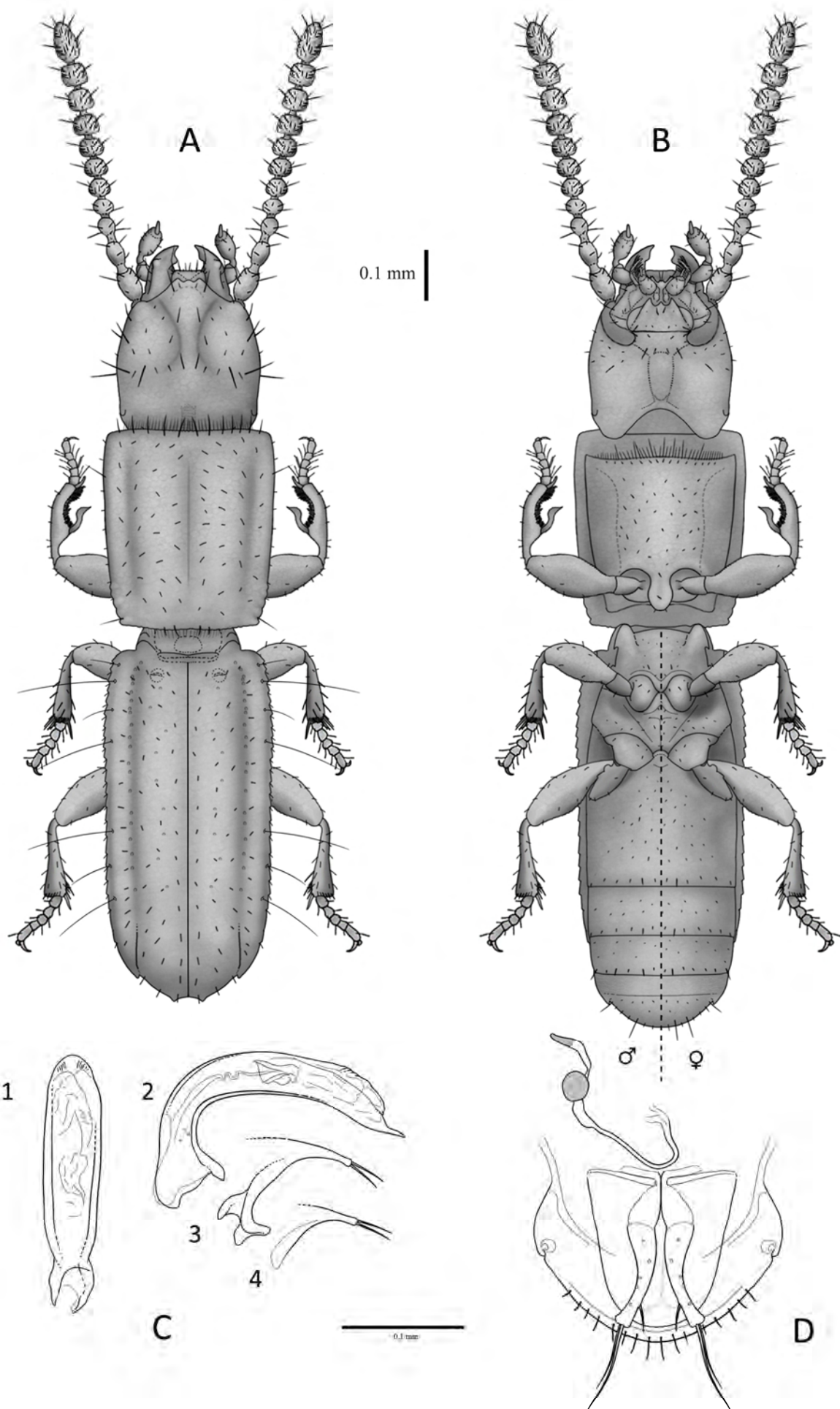


Fig. 121. *Typhlocharis zaballosi* Serrano & Aguiar 2014 (población de Peso da Régua). A.- *Habitus* dorsal. B.- *Habitus* ventral. Escala: 0.1 mm. C.- Genitalia masculina: 1) edeago en vista dorsal, 2) edeago en vista lateral, 3) parámero derecho, 4) parámero izquierdo. D.- Genitalia femenina. Escala: 0.1 mm.

mesofémur y mesotibia sin caracteres especiales. Solapa metacoxal triangular, apuntada. Metatrocánteres redondeados. Metafémures suavemente angulosos. Metatibias con la región distal dilatada. Ambos sexos presentan una seta metatibial perpendicular muy corta en la zona distal interna. Lado interno de los fémures cubierto de pequeñas escamas protuberantes, más suaves en los metafémures. Tarsos claramente pentámeros en todas las patas. Uñas curvadas, simples. **ABDOMEN** (Fig. 121 B): cubierto por microrreticulación irregular. Espacio intermetacoxal no ensanchado. Fosetas ventrales muy leves o ausentes en el primer ventrito de las hembras, ausentes en machos. Último ventrito con un “cinturón” de microescultura escamosa y fina (cada escama con el borde fina e irregularmente serrado en ambos sexos), margen posterior con un par de dientes laterales y entre siete y ocho pares de setas, con un marcado dimorfismo sexual: **l-(s)-s-s-l-s-s/l-s-l-s-s-(s)-l**. **GENITALIA MASCULINA** (Fig. 121 C 1-4): Edeago con lóbulo medio muy recurvado (longitud: 0,20 mm); recto en vista dorsal. Ápice romo, ancho y espatulado. Endofalo con escleritos cortos e irregulares. Parámetros subtriangulares, adelgazados distalmente (el parámetro izquierdo bastante curvado hacia abajo), con dos setas apicales de tamaño medio. Esclerito anular (IX esterno abdominal) subtriangular-arqueado, margen apical poco proyectado, ancho y romo (modelo 10, Fig. 55). **GENITALIA FEMENINA** (Fig. 121 D): según el modelo general descrito por VIGNA-TAGLIANTI (1972). Gonocoxitos tubulares, robustos, con una seta apical doble, una seta lateral en la zona distal del gonocoxito y poros dispersos. Gonosubcoxitos en forma de lágrima con una proyección distal acodada. Conducto espermatecal medio-largo, dividido en dos regiones: una proximal, fina (0,003 mm de diámetro) y una distal, gruesa (0,008 mm de diámetro). Espermateca subesférica algo irregular (longitud 0,024 mm). Glándula espermatecal tubular-cónica (longitud: 0,019 mm), distalmente esclerotizada. Armadura genital (segmento abdominal/terguito VIII) con margen liso y redondeado, cubierto por una hilera de setas finas; proyecciones laterales cortas.

***Typhlocharis coenobita* sp. n.**

Locus Typicus: Valverde de Burguillos, Badajoz, España

Material estudiado:

HOLOTIPO: 1♂ Ctra EX-101, km 18, (38° 21' N, 06° 31' O), Valverde de Burguillos, Badajoz, ESPAÑA, 22-11-2012, 488 m, Zaballo, Pérez-González & Ghannem leg. (Coll. J.P. Zaballo, UCM), **PARATIPOS**: 178♂♂, 185♀♀ mismos datos que el holotipo, Zaballo, Pérez-González & Ghannem leg. (Coll. J.P. Zaballo, UCM), 4♂♂ (1046048, 1046049, 1046050, 1046184), 4♀♀ (1046185, 1046186, 1046308, 1046309) mismos datos que el holotipo, Zaballo, Pérez-González & Ghannem leg. (Coll. C. Andújar, NHM).

Diagnosis:

Coleóptero endógeo de pequeño tamaño, anoftalmo, con cuerpo estrecho y subrectangular cubierto de tegumento microrreticulado y pubescencia dispersa. Vértex con *pars stridens*. Élitros sin dentículos en el margen apical. Órgano transversal escutelar con el margen posterior curvado o subtriangular. Serie umbilicada con seis setas (4+2). Edeago falciforme, con escleritos del endofalo cortos, con una proyección lateral apuntada hacia abajo. Esclerito anular con una proyección distal muy característica, en forma “de cuchara”. Genitalia femenina con gonocoxitos tubulares, sin seta lateral; espermateca ovoide o subesférica (Fig. 122).

Descripción:

Longitud 1,11-1,32 mm (machos), 1,25-1,40 mm (hembras). Insecto anoftalmo, despigmentado, de color amarillo pálido a marrón. Tegumento pubescente y microrreticulado (Fig. 122). **CABEZA** (Fig. 122 A y B): aproximadamente igual de ancha (0,23-

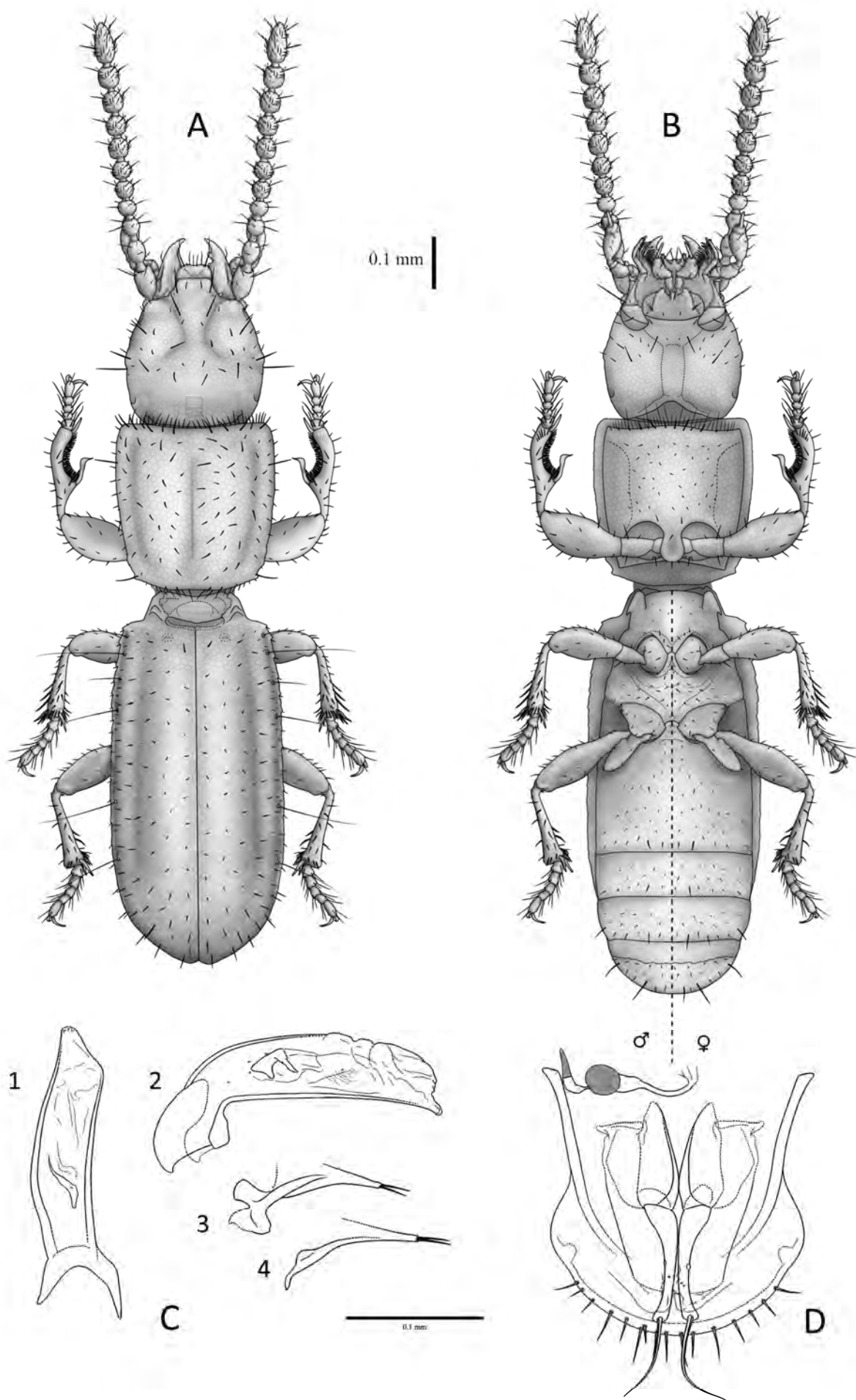


Fig. 122. *Typhlocharis coenobita* **sp.n.** A.- *Habitus* dorsal. B.- *Habitus* ventral. Escala: 0.1 mm. C.- Genitalia masculina: 1) edeago en vista dorsal, 2) edeago en vista lateral, 3) parámetro derecho, 4) parámetro izquierdo. D.- Genitalia femenina. Escala: 0.1 mm.

0,30 mm) que larga (0,23-0,30 mm), con superficie microrreticulada (patrón subhexagonal). Órgano estridulador (*pars stridens*) en la zona del vértex, en ambos sexos. Depresión semilunar posterolateral en ambos lados de la cápsula cefálica. Labro subcuadrado o ligeramente redondeado, con una zona triangular central más esclerotizada. Clípeo con el margen anterior recto. Antenas moniliformes, con 11 antenómeros progresivamente subcuadrados hacia la zona distal (**morfo 1**), el último piriforme. Pedúnculo del tercer antenómero no alargado. *Sensilla coeloconica* (**sc**) en el último antenómero distribuidas en un patrón de tres **sc** anterodorsales y una posterodorsal, con cierta variabilidad entre individuos. Una **sc** ventral en los antenómeros 5º y 6º. Mandíbula derecha con dos dientes terebrales. Mandíbula izquierda sin dientes, con un reborde suave. Labio sin características especiales, con un diente medio romo. Lígula con lóbulo medio curvado y prominente, paraglosas largas. Gula de tipo ancho, aproximadamente dos veces más larga que ancha. *Quetotaxia cefálica*: seis pares de setas labrales (**s-s-l-m-s-m/m-s-m-l-s-s**), dos pares de setas clipeales (**l-s/s-l**), un par frontales, dos pares supraoculares (anterior y posterior), un par supraantennales, dos pares de setas occipitales y un par de setas genales, además de pubescencia dispersa. Labio con un par de setas cerca de la base del diente medio, un par de setas largas cerca de la base de los epilobios, un par de setas muy cortas cerca del ápice de los epilobios y uno o dos pares de setas muy cortas cerca de la sutura posterior. Prebasilar con un par de setas laterales cerca del margen anterior, un par lateral de setas muy cortas en la zona media y dos pares de setas (el par lateral mucho más largo) en la región posterior, con una distribución irregular en distintos individuos. **TÓRAX** (Fig. 122 A y B): Pronoto subcuadrado, apenas más largo (0,28-0,36 mm) que ancho (0,28-0,34 mm), un poco estrechado en la parte posterior. Margen anterior recto o levemente curvado hacia dentro, suavemente crenulado, con hiato medial (aproximadamente tan ancho como dos espacios entre las setas adyacentes). Margen posterior levemente sinuoso. Márgenes laterales con dos o tres dentículos posteriores, bajos, romos e irregulares. Superficie cubierta por microrreticulación subhexagonal. Disco aplanado, con una línea media y un par de surcos laterales longitudinales leves. *Quetotaxia*: un par de setas largas en el primer tercio de los márgenes laterales, un par de setas largas en los ángulos posteriores, una hilera de seis a ocho pares de setas [**l-(l)-(m)-l-m-l-m-l/l-m-l-m-l-(m)-(l)-l**] paralelas al margen anterior (por lo general, con dos o tres de ellas notablemente más cortas que el resto, dispuestas de forma alterna, muy variable entre individuos), tres pares de setas paralelas al margen posterior [**s-l-l/l-l-s**], una hilera de setas pequeñas y finas regularmente distribuidas en los márgenes anterior y posterior, una hilera de setas cortas en los márgenes laterales y cinco pares de hileras longitudinales irregulares de pubescencia corta en el disco. Sutura del proepisterno visible. Apófisis prosternal redondeada. Margen anterior del prosterno con una hilera de setas largas y finas y entre seis y ocho pares de setas cortas paralelas a ella. Prosterno cubierto de pubescencia dispersa, ausente en los proepisternos. Mesoepisternos apenas hundidos. Metaepisternos con un par de fosetas laterales suaves, moderadamente marcadas en ambos sexos. **ÉLITROS** (Fig. 122 A): algo más de dos veces más largos (0,60-0,74 mm) que anchos (0,30-0,38 mm), subparalelos. Márgenes laterales con 17-22 dentículos leves, progresivamente menos marcados hacia la zona posterior. Margen apical redondeado, sin dentículos. Ángulo humeral marcado. Disco aplanado, con carenas longitudinales laterales asociadas a la 7ª estría, sin alcanzar la zona apical. Superficie con microrreticulación subhexagonal irregular. Poros elitrales muy leves, apenas distinguibles, dispersos en la 7ª estría y el disco. Órgano transversal escutelar con el margen posterior curvado o subtriangular. Un par de “ojales” en forma de ranura (frecuentemente dobles) junto a la base de los élitros. *Quetotaxia*: serie umbilicada formada por un grupo anterior de cuatro setas y un grupo posterior de dos setas (**4+2**). Un par de setas escutelares. Sin setas discuales. Cinco o seis pares de hileras longitudinales de

pubescencia discal corta, ligeramente más larga hacia la zona posterior. Orla apical de setas finas de longitud media, el par apical algo más largo que el resto. Márgenes laterales orlados con una seta corta en cada dentículo. **PATAS** (Fig. 122 B): semejantes en ambos sexos. Profémur, protibia, mesofémur y mesotibia sin caracteres especiales. Solapa metacoxal suavemente redondeada. Metatrocánteres redondeados. Metafémures suavemente angulosos, con la parte proximal algo adelgazada. Metatibias con la región distal dilatada. Lado interno de los profémures un poco irregular o rugoso, liso en meso- y metafémures. Tarsos claramente pentámeros en todas las patas. Uñas curvadas, simples. **ABDOMEN** (Fig. 122 B): cubierto por microrreticulación irregular. Espacio intermetacoxal no ensanchado. Sin fosetas ventrales. Último ventrito con un “cinturón” de microescultura escamosa y fina (cada escama con el borde fina e irregularmente serrado en ambos sexos), margen posterior sin muescas laterales, con seis o siete pares de setas sin dimorfismo sexual significativo: **l-(s)-s-s-l-s-s/m-s-l-s-s-(s)-l**. **GENITALIA MASCULINA** (Fig. 122 C 1-4): Edeago con lóbulo medio falciforme (longitud: 0,21 mm), lámina media más o menos recta; suavemente desviado a la derecha en vista dorsal (orientado anatómicamente). Ápice subtriangular, romo. Endofalo con escleritos cortos y robustos, con una proyección lateral apuntada hacia abajo. Parámeros subtriangulares, con dos setas apicales de tamaño medio. Esclerito anular (IX esterno abdominal) subtriangular-arqueado con margen apical proyectado en una expansión ancha y redondeada, con forma “de cuchara” (modelo 9, Fig. 55). **GENITALIA FEMENINA** (Fig. 122 D): acorde al modelo general descrito por VIGNA-TAGLIANTI (1972). Gonocoxitos tubulares robustos, con seta apical doble. Sin setas laterales, pero con poros dispersos. Gonosubcoxitos suavemente redondeados. Conducto espermatecal corto-medio, con dos regiones diferenciadas: una proximal, fina (0,003 mm de diámetro) y una distal, gruesa (0,011 mm de diámetro). Espermateca subesférica o ligermanete ovoide (longitud 0,025 mm). Glándula espermatecal cónica (longitud: 0,021 mm), distalmente esclerotizada. Armadura genital (segmento abdominal/terguito VIII) con margen liso y redondeado, cubierto por una hilera de setas finas; proyecciones laterales largas y finas.

Derivatio nominis:

El epíteto específico de esta especie hace referencia al aparente aislamiento del mundo externo en el que pasan su vida estos animales, en homenaje al retiro espiritual de los monjes cenobitas (del latín *coenobita*, habitante de un *coenobium*, (monasterio o convento)).

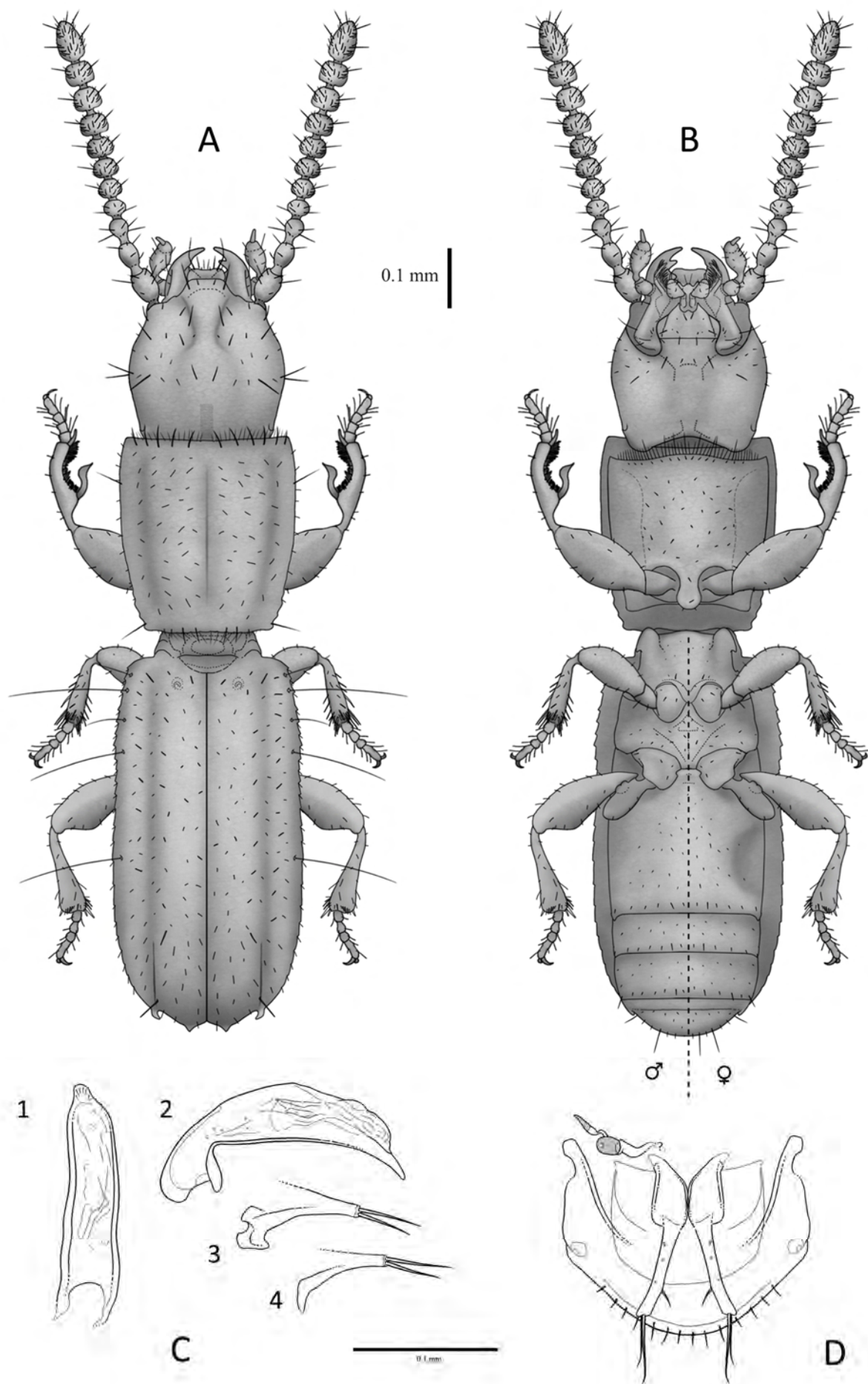


Fig. 123. *Typhlocharis daemoniaca* **sp.n.** Serrano & Aguiar 2014 (Población de Cabril). A.- *Habitus* dorsal. B.- *Habitus* ventral. Escala: 0.1 mm. C.- Genitalia masculina: 1) edeago en vista dorsal, 2) edeago en vista lateral, 3) parámetro derecho, 4) parámetro izquierdo. D.- Genitalia femenina. Escala: 0.1 mm.

paralelas al margen posterior [(s)-s-l-l-l-s(s)], una hilera de setas pequeñas y finas distribuidas regularmente en los márgenes anterior y posterior, una hilera de setas cortas en los márgenes laterales y cuatro pares de hileras longitudinales de pubescencia corta en el disco. Sutura del proepisterno visible. Apófisis prosternal redondeada. Margen anterior del prosterno con una hilera de setas largas y finas y entre seis y ocho pares de setas cortas paralelas a ella. Prosterno con pubescencia dispersa, ausente en los proepisternos. Mesoepisternos apenas hundidos. Metaepisternos con un par de fosetas laterales suaves, moderadamente marcadas en ambos sexos. **ÉLITROS** (Fig. 123 A): casi dos veces más largos (0,63-0,65 mm) que anchos (0,28-0,29 mm), subparalelos. Márgenes laterales con 23-27 denticulos progresivamente más leves hacia la región posterior. Margen apical suavemente redondeado, con dos pares de denticulos grandes, bien desarrollados: uno asociado al final de la 7ª estría, muy ganchudo y característico; y otro asociado a la sutura media, prominente. Disco aplanado, con carenas longitudinales laterales asociadas a la 7ª estría, formando unos surcos apreciables en el margen apical. Superficie con microrreticulación subhexagonal irregular. Poros elitrales leves a lo largo de la 7ª estría, algunos dispersos también en el disco. Órgano transversal escutelar con margen subrecto, pero muy abierto, “en D”. Un par de “ojales” cercano a la base de los élitros, pequeño y casi atrofiado. *Quetotaxia*: serie umbilicada formada por un grupo anterior de cuatro setas y un grupo posterior de una seta (4+1). Un par de setas escutelares. Sin setas discales verdaderas, pero hay un par de setas en la zona anterior que destaca de la pubescencia circundante. Pubescencia discal en cuatro o cinco pares de hileras longitudinales de setas cortas. Orla apical de setas cortas, un par de setas subapicales largas. Márgenes laterales orlados con una seta corta en cada denticulo. **PATAS** (Fig. 123 B): semejantes en ambos sexos. Profémur, protibia, mesofémur y mesotibia sin caracteres especiales. Solapa metacoxal suavemente triangular. Metatrocánteres redondeados. Metafémures levemente angulosos y metatibias con la región anterodistal dilatada. Lado interno de meso- y metafémures escamoso. Tarsos claramente tetrámeros en todas las patas. Uñas curvadas, simples. **ABDOMEN** (Fig. 123 B): cubierto por microrreticulación irregular. Espacio intermetacoxal ancho. Hembras con un par de fosetas ventrales en el primer ventrito, ausentes en machos. Último ventrito con un “cinturón” de microescultura escamosa y fina, cada escama con el borde fina e irregularmente serrado en ambos sexos. Margen posterior con un par de muescas laterales y seis o siete pares de setas, con patrón sexualmente dimórfico: l-(s)-s-s-l-s-s/s-l-s-l-s-s-l. **GENITALIA MASCULINA** (Fig. 123 C 1-4): Edeago con lóbulo medio falciforme (longitud: 0,17 mm), más o menos recto en vista dorsal, con ápice subtriangular, suavemente redondeado. Endofalo con escleritos en forma de varillas irregulares. Parámetros subtriangulares robustos, con dos setas apicales largas, generalmente algo asimétricas. Esclerito anular (IX esterno abdominal) subtriangular con margen apical suavemente proyectado, romo (modelo 11, Fig. 55). **GENITALIA FEMENINA** (Fig. 123 D): acorde al modelo descrito por VIGNA-TAGLIANTI (1972). Gonocoxitos tubulares largos, con seta apical doble y una seta lateral en la zona distal del gonocoxito, además de poros dispersos. Gonosubcoxitos moderadamente agudos, en forma de lágrima. Conducto espermatecal no visible en la única hembra disponible. Espermateca subcilíndrica, suavemente redondeada, en forma “de barril” (longitud 0,017 mm). Glándula espermatecal cónica (longitud: 0,015 mm), distalmente esclerotizada. Armadura genital (segmento abdominal/terguito VIII) con margen liso y redondeado, cubierto por una hilera de setas finas, proyecciones laterales cortas, la membrana de la base del segmento se extiende hasta la base de la proyección.

Derivatio nominis:

De la palabra latina para demonio o demoníaco (*daemon, daemoniacus*), en alusión al modo de vida endógeo y al aspecto ganchudo de los dientes posteriores de los élitros en esta especie, que recuerdan a la forma en que tradicionalmente se representan los cuernos de otros habitantes del inframundo.

***Typhlocharis amara* sp.n.**

Locus Typicus: Badajoz, Badajoz, España

Material estudiado:

HOLOTIPO: 1♂ (1424387), Badajoz, 3km NO (38° 54' N, 06° 59' O), Badajoz, ESPAÑA, 25-03-2014, J.P. Zaballos & S. Pérez-González leg. (Coll. J.P. Zaballos, UCM). **PARATÍPOS:** 3♀♀ (1424384, 1424385, 1424386), 2♀♀, mismos datos que el holotipo (Coll. J.P. Zaballos, UCM).

Diagnosis:

Coleóptero endógeo de pequeño tamaño, anoftalmo, con cuerpo estrecho y subrectangular cubierto de tegumento microrreticulado y pubescencia dispersa. Vértex sin *pars stridens*. Machos con cápsula cefálica más grande que en las hembras. Mandíbulas robustas, angulosas en machos, no angulosas en hembras. Clípeo muy curvado. Labio con epilobios apuntados y diente medio romo y redondeado. Gula estrecha. Dentículos posterolaterales del pronoto apenas insinuados. Élitros con dos pares de dentículos en el margen apical, asociados a la 7ª estría y a la sutura, el par sutural con dimorfismo sexual. Poros grandes, muy definidos. Serie umbilicada con seis setas (4+2). Metatrocánteros con dimorfismo sexual, mucho más angulosos en machos. Machos con seta metatibial perpendicular y “espolón”. Hembras con un par de fosetas ventrales dobles y muy profundas en el primer ventrito, con un saliente en el borde anterior proyectado hacia atrás y cubierto por microrreticulación escamosa. Edeago falciforme, muy curvado, con ápice subtriangular, estrecho y romo. Escleritos del endofalo en forma de “sillín de bicicleta”, con una proyección anterior curvada. Genitalia femenina con gonocoxitos tubulares, con seta lateral; conducto espermatecal muy largo, espermateca subcilíndrica-reniforme (Fig. 124).

Descripción:

Longitud 1,50 mm (macho), 1,28-1,31 mm (hembras). Insecto anoftalmo, despigmentado, de color amarillo pálido a marrón. Tegumento pubescente y microrreticulado (Fig. 124). **CABEZA** (Fig. 124 A y B): algo más larga (0,27-0,33 mm) que ancha (0,28-0,30 mm), con superficie microrreticulada (patrón subhexagonal). Dimorfismo sexual en las proporciones de la cápsula cefálica: más grande en machos, “normal” en hembras. Sin órgano estridulador (*pars stridens*). Depresión semilunar posterolateral en ambos lados de la cápsula cefálica, muy tenue, apenas visible. Labro levemente escotado, con una zona triangular central más esclerotizada. Clípeo con margen anterior del clípeo muy curvado, proyectado hacia delante, algo más suave en hembras. Antenas moniliformes, con 11 antenómeros reniformes (**morfo 2**), el último piriforme. Pedúnculo del tercer antenómero no elongado. *Sensilla coeloconica* (**sc**) del último antenómero con un patrón de una **sc** anterodorsal y una posterodorsal. Una **sc** ventral en los antenómeros 5º y 6º. Mandíbulas con dimorfismo sexual, robustas y angulosas en los machos; también robustas, pero más gráciles y no angulosas en hembras. Con abultamientos cuticulares en el ángulo externo de las mandíbulas. Mandíbula derecha con un diente terebral y un reborde marcado, en solapa (mucho más leve en hembras). Mandíbula izquierda con un borde suavemente proyectado en solapa. Labio sin características especiales, epilobios apuntados y con un diente medio romo y redondeado. Lígula con lóbulo medio triangular, con un pequeño mamelón, y paraglosas largas. Gula de tipo estrecho, aproximadamente cuatro veces más larga que ancha. *Quetotaxia cefálica*: seis pares de setas labrales (**s-s-l-m-s-m/m-s-m-l-s-s**), dos pares de setas clipeales (**l-s/s-l**), un par frontales, dos pares supraoculares (anterior y posterior), un par supraantennales, un par verticales, un par temporales, dos pares de setas occipitales y un par de setas genales, además de pubescencia dispersa por toda la cápsula cefálica a excepción del cuello. Labio con un par de setas cerca de la base del diente medio, un par de setas largas cerca de la base de los epilobios, un par de setas muy cortas cerca del ápice de los epilobios y uno dos pares de setas muy cortas cerca de la sutura posterior (de distribución irregular y variable entre individuos). Prebasilar con dos pares de setas cerca del margen anterior (el par lateral mucho más largo, a veces hay setas supernumerarias irregulares), un par lateral de setas muy cortas en la zona media y dos pares de setas (el par lateral mucho más largo) en la región posterior, con

una distribución irregular entre individuos. **TÓRAX** (Fig. 124 A y B): Pronoto subtrapezoidal-subrectangular, más largo (0,33-0,47 mm) que ancho (0,30-0,31 mm), algo estrechado en la parte posterior. Margen anterior recto, poco crenulado, sin hiato medial. Margen posterior suavemente curvado. Márgenes laterales con tres dentículos posteriores apenas insinuados. Superficie cubierta por microrreticulación subhexagonal. Disco aplanado, con una línea media y un par de surcos laterales longitudinales leves. *Quetotaxia*: un par de setas largas en el primer tercio de los márgenes laterales, un par de setas largas en los ángulos posteriores, una hilera de cinco o seis pares de setas [1-(1)-1-1-1-1/1-1-1-1-(1)-1] paralelas al margen anterior, cuatro pares de setas paralelas al margen posterior [1-1-1-s/s-1-1], una hilera de setas pequeñas y finas regularmente distribuidas en los márgenes anterior y posterior, una hilera de setas cortas en los márgenes laterales y cuatro pares de hileras longitudinales irregulares de pubescencia corta en el disco. Sutura del proepisterno visible. Apófisis prosternal redondeada. Margen anterior del prosterno con una hilera de setas largas y finas y entre seis y ocho pares de setas cortas paralelas a ella. Prosterno cubierto de pubescencia dispersa, ausente en los proepisternos. Mesoepisterno con un par de fosetas laterales profundas, más marcadas en las hembras. Metaepisternos con un par de fosetas bien marcadas en ambos sexos. **ÉLITROS** (Fig. 124 A): aproximadamente 2,2 veces más largos (0,66-0,70 mm) que anchos (0,30-0,32 mm), subparalelos. Márgenes laterales con 19-22 dentículos bien definidos, progresivamente más leves hacia la zona posterior. Margen apical suavemente redondeado, con dos pares de dentículos: un par asociado a la 7ª estría, y un par sutural aparentemente afectado por dimorfismo sexual: dentículos triangulares y muy angulosos en el macho, apuntados y espiniformes en las hembras. Ángulo humeral suavemente marcado. Disco aplanado, con carenas longitudinales laterales asociadas a la 7ª estría, formando unos surcos apreciables en el margen apical. Superficie con microrreticulación subhexagonal irregular. Poros elitrales grandes, bien definidos, en región escutelar, sutura media, disco y 7ª estría. Órgano transversal escutelar con margen recto. Un par de “ojales” pequeños y atrofiados junto a la base de los élitros. *Quetotaxia*: serie umbilicada con un grupo anterior de cuatro setas y un grupo posterior de dos setas (4+2). Un par de setas escutelares. Sin setas discales verdaderas, pero con varias “pseudodiscales” (setas destacadas del resto de pubescencia). Cinco o seis pares de hileras longitudinales de pubescencia discal larga e irregular, la tercera hilera presenta setas de distinta longitud. Un par de setas apicales largas y dos pares de subapicales, el más interno de tamaño medio y el más externo largo. Márgenes laterales orlados con una seta corta en cada dentículo. **PATAS** (Fig. 124 B): con dimorfismo sexual. Profémur, protibia, mesofémur y mesotibia sin caracteres especiales. Solapa metacoxal suavemente redondeada. Metatrocánteres muy angulosos, con una proyección dentiforme grande en el ángulo interno; hembras con los mismos rasgos, pero suavizados. Metafémures levemente angulosos. Metatibias con la región distal apenas dilatada. Los machos presentan un pelo metatibial de longitud media acompañado de una seta corta y muy robusta (“espolón”) en el margen interno. Este pelo aparece también en hembras, pero muy corto. Lado interno de los fémures liso. Tarsos claramente pentámeros en todas las patas. Uñas curvadas, simples. **ABDOMEN** (Fig. 124 B): cubierto por microrreticulación irregular. Espacio intermetacoxal no ensanchado. Las hembras presentan un par de fosetas ventrales dobles y muy profundas en el primer ventrito, con un saliente en el borde anterior proyectado hacia atrás y cubierto por microrreticulación escamosa (Fig. 47). Machos con fosetas apenas insinuadas o ausentes. Último ventrito con un “cinturón” de microescultura escamosa y fina (cada escama con el borde fina e irregularmente serrado en ambos sexos), margen posterior con un par de muescas laterales y seis u ocho pares de setas, con un marcado dimorfismo sexual: 1-(s)-s-s-1-s-s/s-1-s-1-s-s-(s)-1. **GENITALIA MASCULINA** (Fig. 124 C 1-4): Edeago con lóbulo medio falciforme (longitud: 0,20 mm), robusto, lámina media fuertemente curvada; más o menos

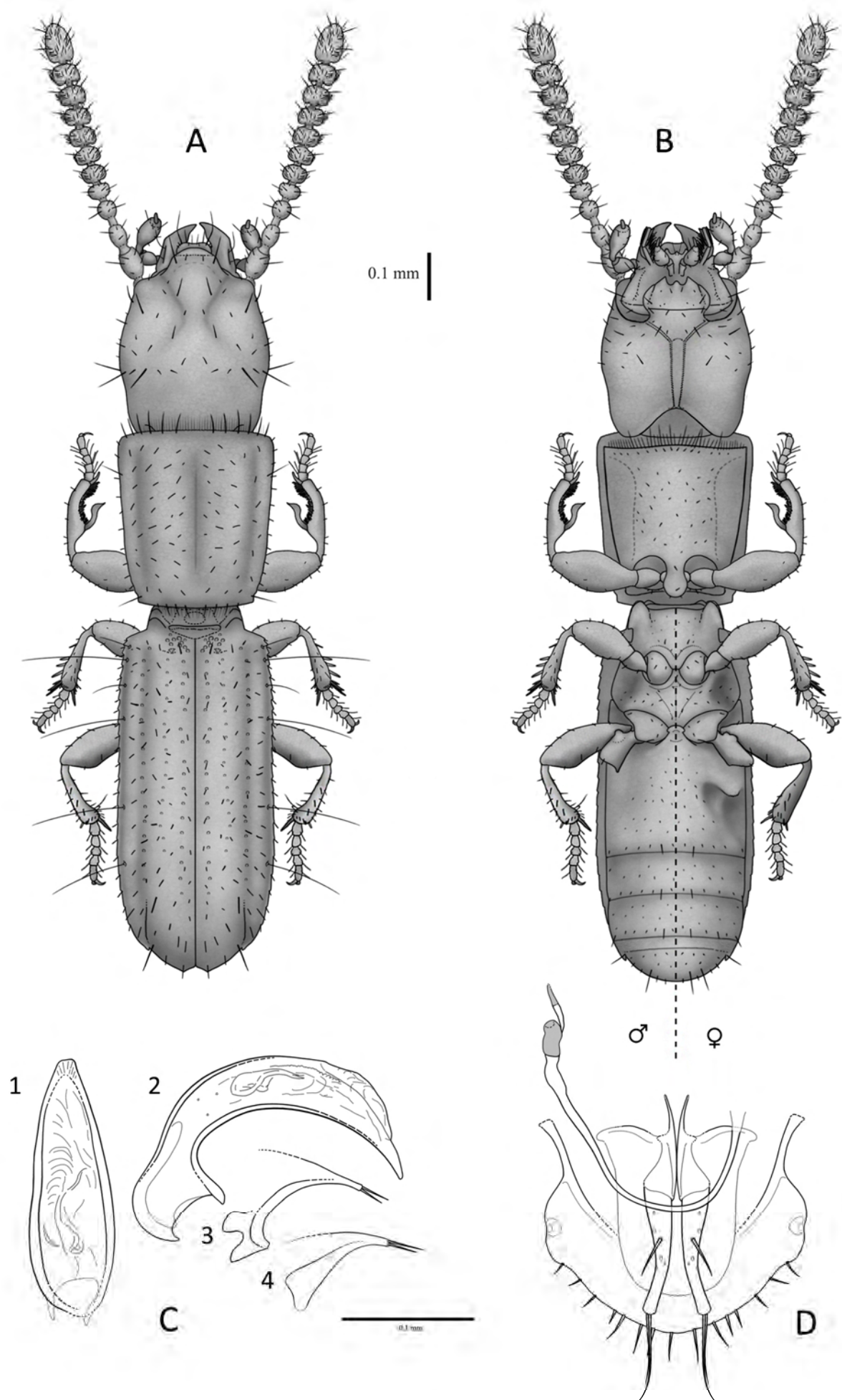


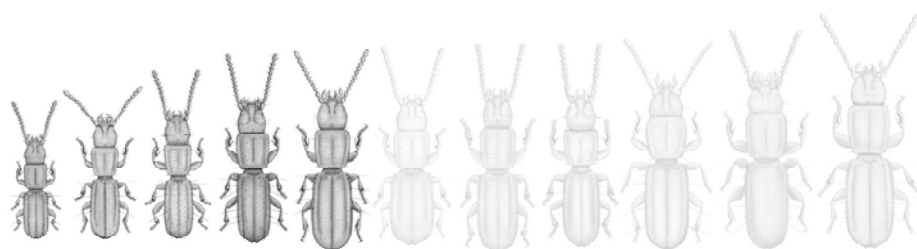
Fig. 124. *Typhlocharis amara* **sp.n.** A.- *Habitus* dorsal. B.- *Habitus* ventral. Escala: 0.1 mm. C.- Genitalia masculina: 1) edeago en vista dorsal, 2) edeago en vista lateral, 3) parámero derecho, 4) parámero izquierdo. D.- Genitalia femenina. Escala: 0.1 mm.

recto en vista dorsal. Ápice subtriangular, estrecho y romo. Endofalo con escleritos cortos y robustos, curvados, en forma de “sillín de bicicleta”, con una proyección anterior suavemente arqueada. Parámetros subtriangulares, con dos setas apicales ligeramente desiguales. Esclerito anular (IX esterno abdominal) subtriangular, con el margen apical suavemente proyectado, ligeramente ladeado (modelo 14, Fig. 55). **GENITALIA FEMENINA** (Fig. 124 D): acorde al modelo general descrito por VIGNA-TAGLIANTI (1972). Gonocoxitos tubulares robustos, con seta apical doble. Seta lateral en la parte media del gonocoxito, además de varios poros. Gonosubcoxitos estrechos y muy apuntados. Conducto espermatecal muy largo, dividido en un tramo proximal fino (0,004 mm de diámetro) y uno distal, grueso (0,010 mm de diámetro). Espermateca subcilíndrica-reniforme (longitud 0,027 mm). Glándula espermatecal tubular-cónica (longitud: 0,017 mm), distalmente esclerotizada. Armadura genital (segmento abdominal/terguito VIII) con margen liso y redondeado o levemente subtriangular, cubierto por una hilera de setas finas; proyecciones laterales de tamaño medio-corto, levemente dilatadas en la parte distal.

Derivatio nominis:

Typhlocharis amara **sp.n.** se dedica a la memoria del ilustre entomólogo alemán Dr. Fritz Hieke (1930-2015). El epíteto específico “*amara*” deriva del latín *amarus*, “amargo”, en una doble referencia al sentimiento de amargura que supone su pérdida y como tributo a su trabajo como máximo especialista en el género *Amara* Bonelli, 1810. Debe ser considerado nombre en aposición.

5



Filogenia

5.1. CONSIDERACIONES PREVIAS

En este capítulo se exponen los resultados obtenidos de los diferentes análisis filogenéticos planteados en este estudio (ver Capítulo 2), que constituyen la primera aproximación a una filogenia exhaustiva en un género de Anillini.

En primer lugar se tratan los análisis de los datos moleculares (set 1A), incluyendo el planteamiento de la hipótesis de delimitación de especies que se ha utilizado en los siguientes análisis (set 1B) y los resultados de los análisis de calibración. A continuación se tratan los análisis de los datos morfológicos (set 2A, 2B y 2C) y los análisis de evidencia total, que combinan ambas fuentes de información en un mismo set de datos (set 3A, 3B). Finalmente se presentan los resultados de la reconstrucción de caracteres y la evaluación de su señal filogenética. Los resultados se muestran en las figuras de este capítulo y en el Apéndice II.

5.2. FILOGENIA MOLECULAR

Los análisis de parsimonia (MP), bayesianos (BI) y de máxima verosimilitud (ML) sobre el set 1A, ofrecieron hipótesis filogenéticas congruentes (Fig. 125 y Figs. I, II y III, Apéndice II.IV), obteniéndose ocho clados agrupados en cuatro linajes principales bien soportados dentro de *Typhlocharis*.

El primer linaje (soporte 1/1/100/- en BI-MrBayes/BI-BEAST/ML/MP, “-” sin soporte) incluye dos grandes clados: El **clado 1** (soporte 1/1/100/52), formado por *T. lunai* y *T. paulinoi*, y el **clado 2** (soporte 0,76/0,92/64/-), que se divide en dos subclados (soporte 1/1/97/70), uno compuesto por *T. mixta*, *T. silvanoides*, *T. armata* y un conjunto de especies afines y otro (soporte 1/1/100/73) con *T. acutangula*, *T. martini*, *T. pacensis*, *T. coenobita* **sp. n.** y especies afines.

El segundo linaje (1/0,91/84/-) agrupa a los **clados 3 y 4**, que aparecen juntos (soporte 0,95/1/53/-), y al **clado 5** (soporte 1/0,91/57/-). El **clado 3** (soporte 1/1/100/55) está formado por *T. diecki*, el **clado 4** (soporte 1/1/100/66) por *T. hiekei* y *T. wrasei*. El **clado 5** se divide en un subclado (soporte 1/1/100/91) con especies afines a *T. cf. crespoi*, y un

subclado (soporte 1/1/100/-) que incluye a *T. baeturica*, *T. scrofa*, *T. tetramera*, *T. daemoniaca* **sp. n.** y especies afines.

El tercer y el cuarto linaje aparecen agrupados con un soporte de 1/1/99/-. El tercer linaje incluye al **clado 6** (soporte 1/1/100/54), compuesto por *T. outerelei*, *T. bazi*, *T. toletana*, *T. josabelae* y especies cercanas. El cuarto linaje (soporte 1/0.93/82) lo forma el **clado 7** (soporte 1/1/100/89), con *T. monastica*, *T. peregrina* y especies cercanas, y el **clado 8** (soporte 1/1/99/-) que incluye a *T. portilloi*, *T. amara* **sp. n.**, *T. elenae* y especies emparentadas.

Las relaciones entre los grandes linajes no quedan bien resueltas (bajo soporte), variando entre las diferentes metodologías, y las longitudes de rama cortas en la ramificación basal sugieren una diversificación inicial rápida.

La mayoría de relaciones interespecíficas dentro de cada linaje presenta soportes altos (> 0,95 en los análisis BI y >80 en los análisis ML) excepto el **clado 8**, donde los nodos internos no están bien soportados.

5.2.1. GMYC y delimitación de especies

Los resultados de aplicar los métodos GMYC y bPTP fueron consistentes (Tabla I, Apéndice II.III). En los análisis bPTP y GMYC (*multiple threshold approach*), el número de entidades obtenido como especies potenciales fue mayor de lo esperado (≈ 110 -130 “especies”) y, en algunos casos, separan ejemplares que son morfológicamente idénticos y proceden de un mismo muestreo. Los análisis GMYC (*single threshold approach*) recuperaron entre 75 y 79 entidades, en general consistentes con el estudio morfológico de los hologenóforos y con la distribución de las poblaciones secuenciadas (Tabla I, Apéndice I; Fig. III, Apéndice II.IV). A fin de maximizar la coherencia con los datos de morfología y distribución, se modificó la delimitación de especies obtenida a una hipótesis final de 74 especies (Fig. 126), teniendo en cuenta los siguientes criterios (los casos concretos están resaltados con “*” en la Fig. III, Apéndice II.IV):

- Ejemplares de la misma localidad, morfológicamente idénticos, pero separados como varias entidades en el GMYC. Se han considerado como una sola entidad en la delimitación final. Es el caso de *T. scrofa*¹⁷, *T. cf. estrellae* y *T. sp. 28*.
- Ejemplares de diferentes localidades, con diferencias morfológicas, pero agrupados como una sola entidad en el GMYC. Se han considerado como entidades distintas en la delimitación final. Es el caso de los pares de especies *T. sp. 16* y *T. sp. 17*, y *T. cf. farinosae* y *T. cf. elenae*.
- Complejos de taxones hermanos con inconsistencias entre la topología basada en datos moleculares y los datos morfológicos, coherente con la posibilidad de polimorfismo ancestral en la morfología de esas poblaciones. Esto incluye los casos de *T. hiekei* y *T. wrasei*, que se han mantenido como dos entidades en la delimitación final y los casos de *T. cf. crespoides* y *T. aff. crespoides*, y *T. sp. 32 aff. carpetana* y *T. sp. 33*, donde se han considerado dos entidades en cada uno, en concordancia con su morfología y distribución.

¹⁷ El hologenóforo 1046033, se ha tratado como una entidad independiente. Es una hembra, único ejemplar obtenido en la localidad de Río Sillo (Huelva) y morfológicamente indistinguible de las hembras de *T. scrofa*. Se ha identificado como perteneciente a esta especie, pero la distancia genética entre este individuo y los otros *T. scrofa* (población de cumbres de San Bartolomé, Huelva) es tan alta que se ha mantenido como una entidad independiente: “*T. scrofa* (Sillo)”.

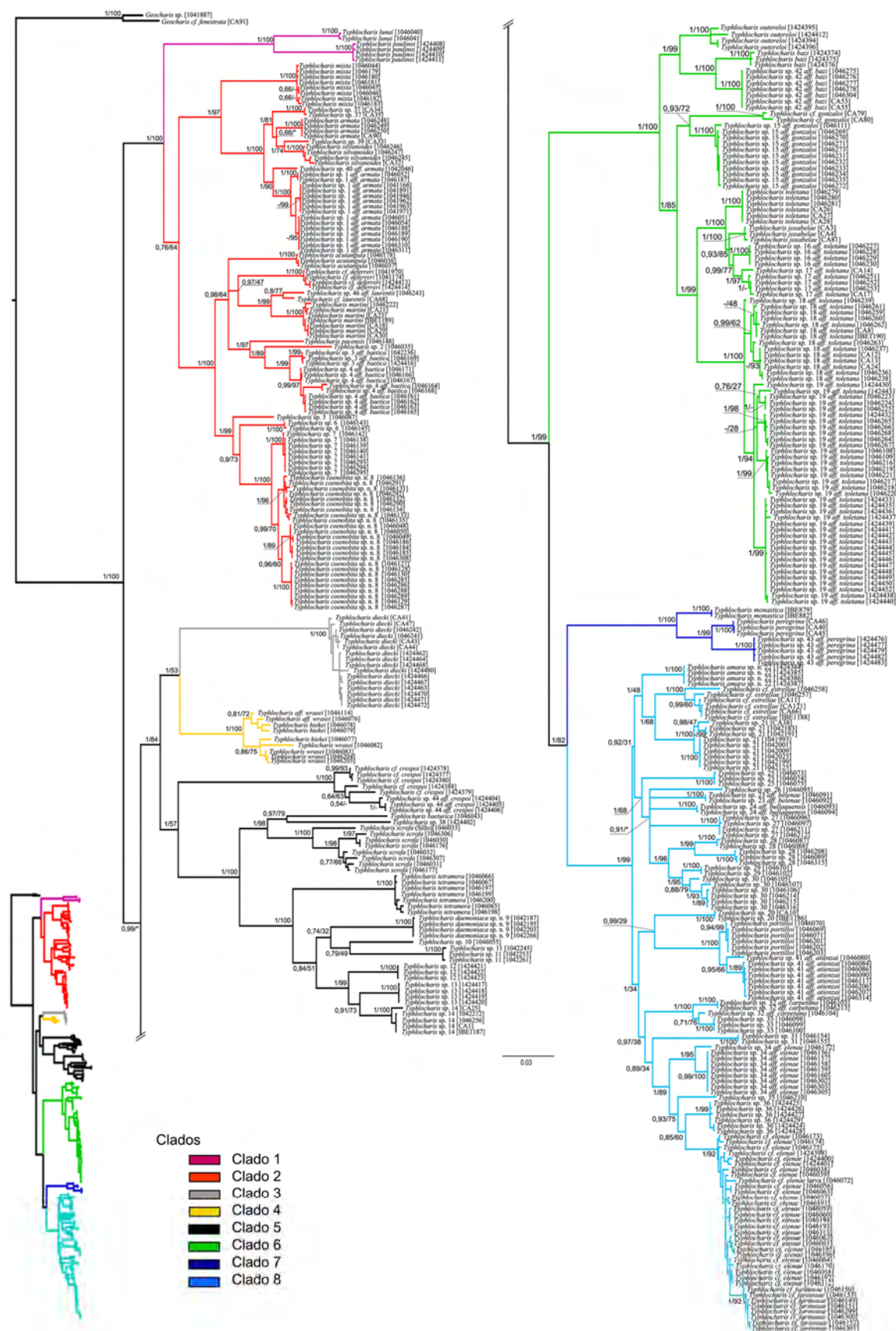


Fig. 125. Hipótesis filogenética reconstruida con datos moleculares (consenso 50% Maj. Rule obtenido con MrBayes a partir del set 1A). Los soportes de nodo se indican como BI(MrBayes)/ML, “*” indica incongruencias topológicas entre ambos análisis, “-” indica ausencia de soporte. Los clados mencionados en el texto se representan en colores. Cada linaje se muestra por separado en la Fig. I, Apéndice II.IV.

Entre los hologenóforos, solo 21 de las entidades pudieron identificarse con certeza como representantes de especies ya descritas. Las 53 entidades restantes incluyen especies nuevas (tres de ellas descritas en el capítulo anterior) y numerosos casos de afinidades con especies ya descritas, pero cuya identificación taxonómica queda inconclusa a falta de nuevos datos.

5.2.2. Calibrado y datación

Las topologías y edades de nodo obtenidas en los análisis de calibración fueron muy similares independientemente de la inclusión/exclusión de diferentes parámetros (restricciones de calibración en la edad de la raíz, aplicación de un reloj SC o ULN para los genes mitocondriales o el uso de modelos de especiación *Yule Birth Death* o *Yule Birth Death Incomplete Sampling*; Tabla II, Apéndice II.III). La edad media de la raíz es de 59-63 m.a (Fig. 126).

En los análisis con un modelo *Yule pure Birth* se obtuvo la misma topología, pero con tendencia a edades más recientes para la raíz (media de 49-54 m.a.). Las comparaciones basadas en los factores de Bayes favorecieron el uso de un reloj ULN en todos los genes y modelos *Yule Birth Death* o *Yule Birth Death Incomplete Sampling* frente a *Yule pure Birth* (Tabla II, Apéndice II.III). Las diferencias en los factores de Bayes entre análisis con y sin restricciones en la edad de la raíz y entre *Yule Birth Death* o *Yule Birth Death Incomplete Sampling* fueron muy pequeñas. El análisis más favorecido se obtuvo usando un reloj ULN en todos los genes, un modelo *Yule Birth Death* y restricción de la edad de la raíz (Tabla II, Apéndice II.III).

Tomando como modelo este análisis (Fig. 126) la diversificación de los diferentes linajes se data entre los 40-65 m.a (Paleoceno-Eoceno). Se estima una edad aproximada de 17-32 m.a (Oligoceno-Mioceno) para el **clado 1** y 33-48 m.a. (Eoceno-Oligoceno) para el **clado 2**, con una divergencia entre ambos que se remonta al Eoceno (37-55 m.a.). Los **clados 3 y 4** divergen entre los 34-57 m.a. (Eoceno). El origen **clado 5** se estima entre los 42-62 m.a. (Paleoceno-Eoceno). El **clado 6** aparece estimado entre el Oligoceno y el Mioceno (20-30 m.a.). El **clado 7** data del Mioceno (12-22 m.a.) y el **clado 8** de mediados del Oligoceno a principios del Mioceno (23-35 m.a.), con una divergencia entre ambos alrededor de los 36-53 m.a.

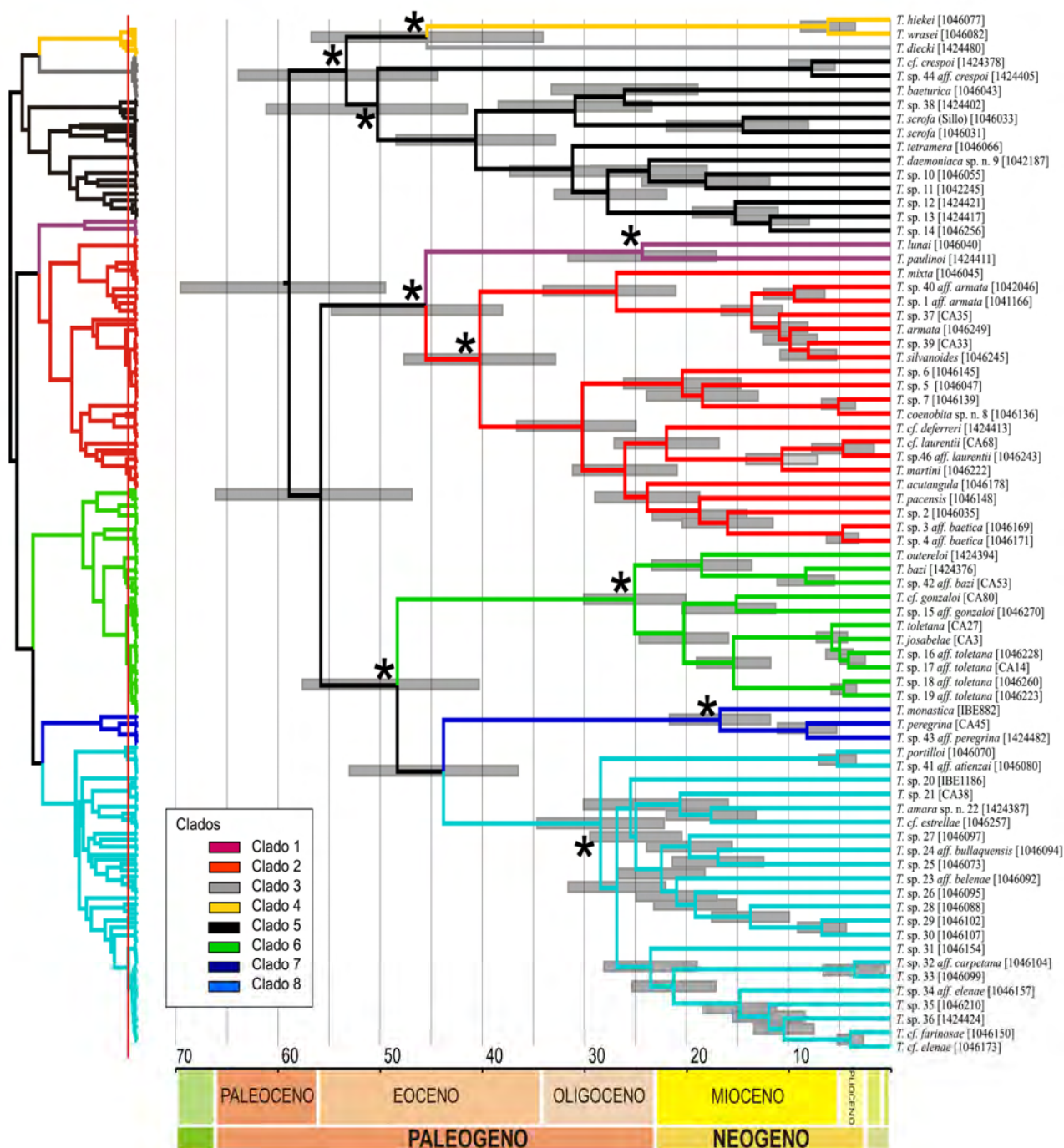


Fig. 126. Árbol ultramétrico calibrado (BEAST, topología favorecida por los factores de Bayes), mostrando la hipótesis de 74 entidades (set 1B) obtenida de los análisis GMYC (línea roja), bPTP y el estudio morfológico de los hologenóforos. Clados coloreados como en la Fig. 125. Los linajes y clados con soporte de nodo >0,9 se indican con “*”. Cada linaje se muestra por separado en la Fig. III, Apéndice II.IV.

5.3. FILOGENIA MORFOLÓGICA

5.3.1. Caracteres morfológicos utilizados

Con la información presentada en los Capítulos 3 y 4, se codificaron 104 caracteres, de los que 12 fueron finalmente desechados por no ser informativos o tener demasiada homoplasia. Las series de transformación de caracteres y las matrices de datos con las que se generaron los distintos set se dan en los Apéndices II.I y II.II. Los estados de carácter se ilustran en las Láminas I-XII (Apéndice II.V.).

5.3.2. Filogenia

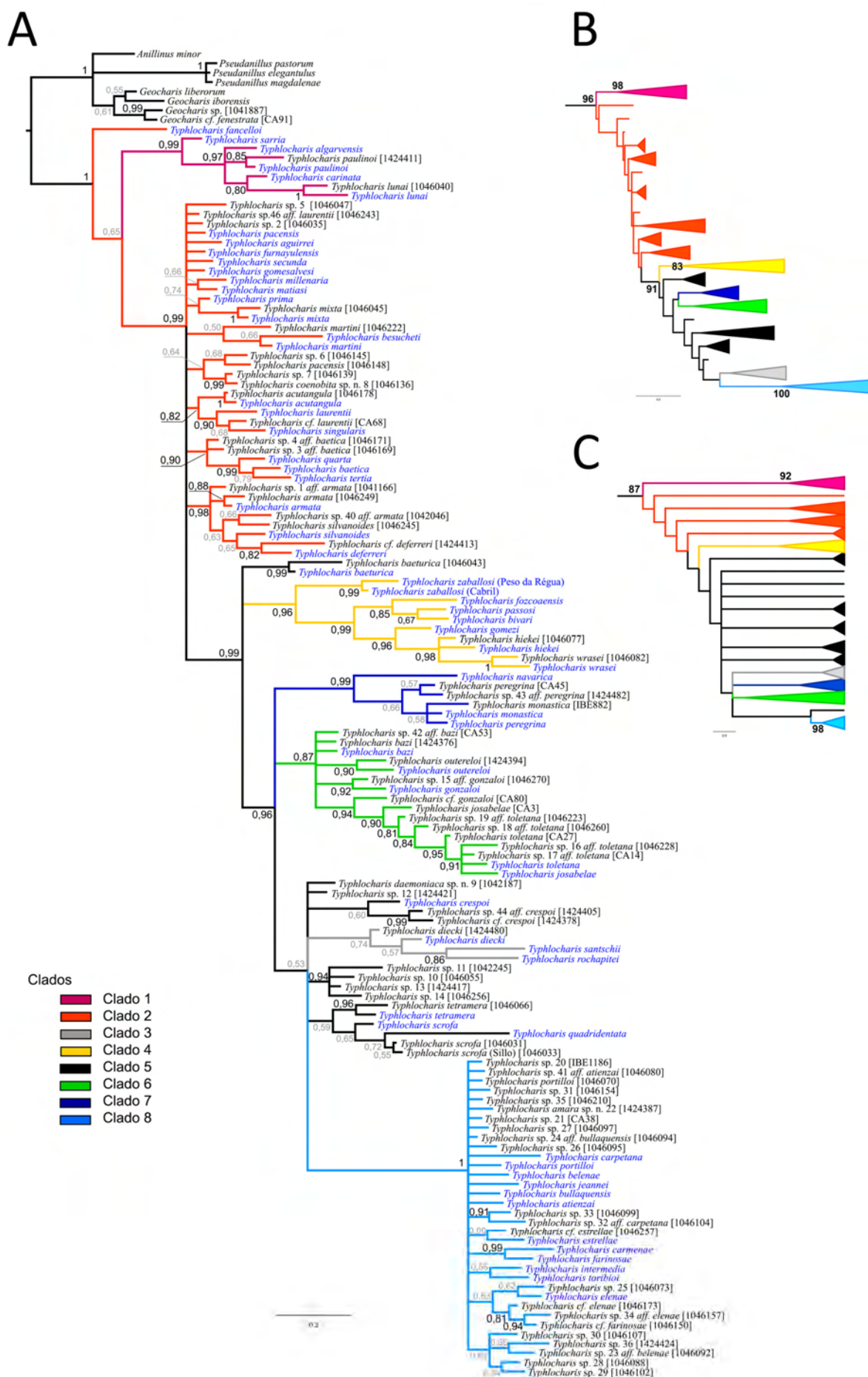
Los resultados del set 2C (Fig. 127) para los análisis MP, ML y BI, son coherentes entre sí. Con MP, se recuperaron 12 árboles igualmente parsimoniosos (longitud 1281, CI: 0,182; RI: 0,717). En general los valores de *bootstrap* son bajos, con pocos nodos por encima del 80% de soporte (Fig. 127). La estructura general de la filogenia es diferente a la obtenida con los datos moleculares, aunque cinco de los ocho clados mantienen la misma estructura. En los análisis BI, la mejor convergencia se obtuvo especificando 50 millones de generaciones y $t = 0,4$.

La monofilia del grupo está bien soportada (1/96/87; BI/ML/MP, set 2C). El **clado 1** (0,99/98/92), y el **clado 8** (1/100/98) siempre se recuperan con soporte alto. Los **clados 4** (0,96/83/-), **6** (0,87/-/-) y **7** (0,99/-/-) forman grupos monofiléticos, pero no están bien soportados en todos los análisis. El **clado 3** se recupera sin soporte. Las especies de los **clados 3, 4, 5, 6, 7 y 8** aparecen agrupadas en un gran clado (0,99/91/-) con soporte alto en los análisis de BI y ML.

Los **clados 2 y 5** no se recuperan como grupos monofiléticos. Las especies del **clado 2** se distribuyen como una serie de ramas basales y sus relaciones no quedan resueltas. Las especies del **clado 5** aparecen como una serie de linajes polifiléticos.

Los resultados obtenidos con el set 2A apenas presentan diferencias, a excepción del **clado 6**, que se separa en dos linajes polifiléticos en el análisis ML (Fig. IV, Apéndice II.IV). La codificación de hologenóforos a nivel individual no ha afectado a la topología general.

► **Fig. 127.** Relaciones filogenéticas de *Typhlocharis* reconstruidas a partir de datos morfológicos (set 2C, 131 terminales y 8 *outgroups*). A.- Árbol BI (consenso 50% Maj. Rule). En negro, nombres de terminales correspondientes a hologenóforos; en azul, a especies descritas. B.- Árbol ML. C.- Árbol MP (consenso estricto de 12 árboles, longitud 1281, CI: 0,182; RI: 0,717). Para MP y ML solo se indican los soportes de nodo > 80. Clados coloreados como en la Fig. 125.



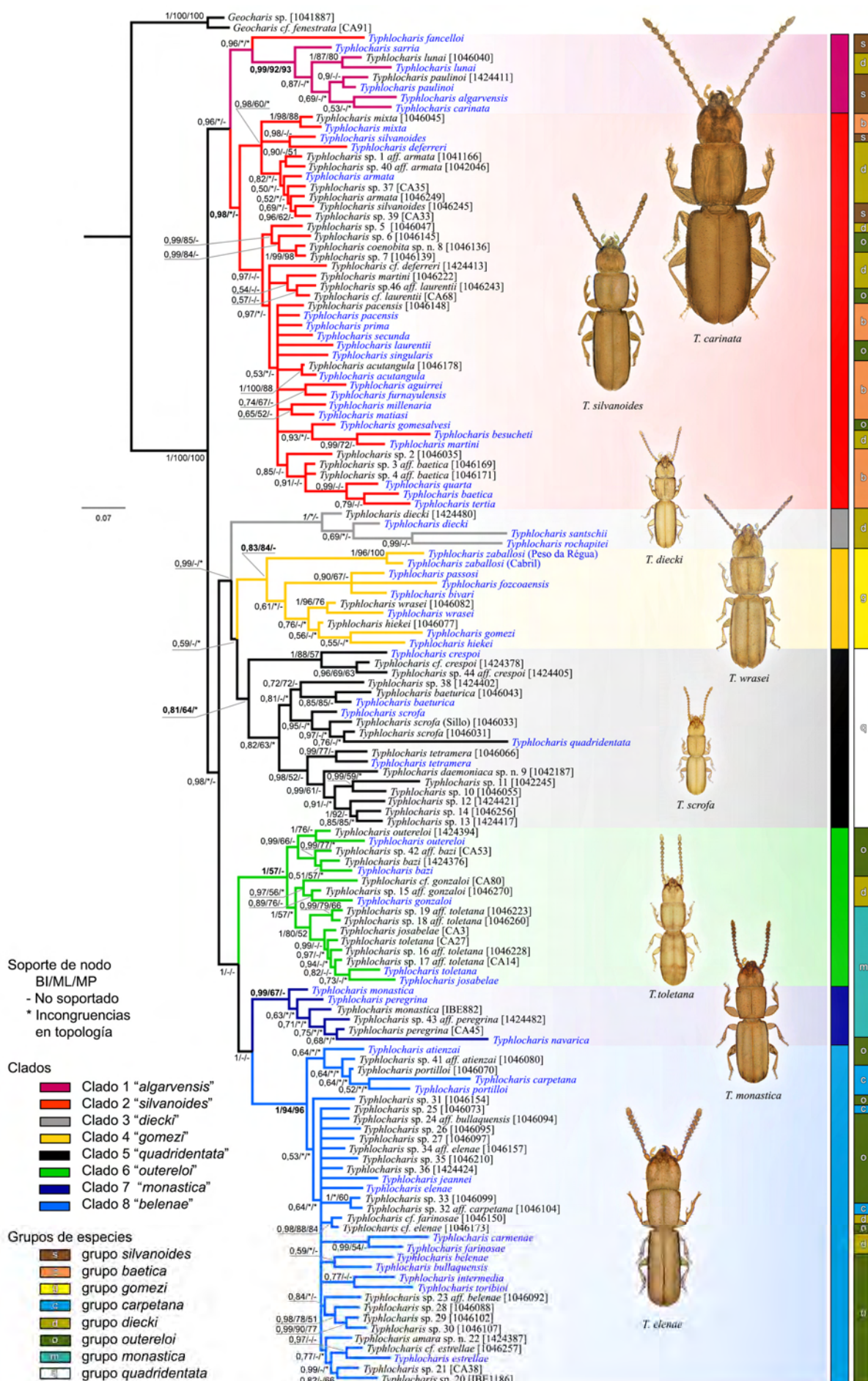
5.4. FILOGENIA DE EVIDENCIA TOTAL: COMBINACIÓN DE DATOS MOLECULARES Y MORFOLÓGICOS

Los resultados de los set 3A y 3B son muy parecidos entre sí (Fig. 128) y recuperan la misma estructura de ocho clados obtenida con los datos moleculares (Fig. 125). Los valores de *bootstrap* del análisis BI son altos, mostrando dos divisiones basales, la primera (soporte 0,96; set 3B) con un primer clado (0,96) formado por *T. fancelloi* y el **clado 1** (0,99) y un segundo clado, el **clado 2** (0,98). La segunda división (0,98) agrupa un gran linaje (0,99) que incluye los **clados 3** (1), **4** (0,83) y **5** (0,81) y otro gran linaje (1) que incluye por un lado al **clado 6** (1) y por otro un clado (1) con los **clados 7** (0,99) y **8** (1).

Los análisis de MP (80 árboles de longitud 9158, CI: 0,251; RI: 0,602) y ML son coherentes con los resultados BI, pero presentan soportes notablemente más bajos y las relaciones entre los clados no quedan bien resueltas. Los análisis ML con la opción *binary backbone* (Fig. 129), manteniendo fija la topología de los árboles bayesianos (los dos más favorecidos obtenidos con BEAST, set 1B), no mostraron diferencias entre ellos y los soportes de nodo mejoraron respecto a los análisis sin definir *binary backbone*.

La posición de los terminales representados únicamente por datos morfológicos apenas difiere entre los análisis MP, BI, ML y ML con *binary backbone* y se agrupan en los mismos clados de forma consistente. Algunas de estos terminales, particularmente *T. fancelloi*, *T. besucheti*, *T. santschii*, *T. rochapitei*, *T. quadridentata*, *T. navarica* y *T. carpetana*, resultan inestables y están afectados por atracción de ramas largas, lo que influye en los soportes de los análisis ML y MP. A pesar de ello, se mantiene su posición en los clados, excepto *T. fancelloi*, que se recupera como basal (MP), relacionado con el **clado 1** (BI, Fig. 128) o como parte del **clado 2** (ML, ML con *binary backbone*, Fig. 129); y *T. santschii* y *T. rochapitei* ambos formando un clado que se recupera o bien como parte del **clado 3** (BI, MP, Fig. 128) o bien como un clado independiente de posición no resuelta (ML, ML con *binary backbone*, Fig. 129).

► **Fig. 128.** Relaciones filogenéticas de *Typhlocharis* según los análisis de evidencia total, combinando datos moleculares y morfológicos (set 3B). Topología según análisis BI (consenso 50% Maj. Rule). Soportes de nodo indicados como BI/ML/MP (en negrita, los soportes de los ocho clados principales, “*”-incongruencias topológicas, “-” - ausencia de soporte). En azul, terminales con información exclusivamente morfológica (especies descritas). *Habitus* de *T. carinata*, *T. silvanoides*, *T. diecki*, *T. wrasei*, *T. scrofa*, *T. toletana*, *T. monastica* y *T. elenae* en representación de los ocho clados principales. Clados coloreados como en la Fig. 125. Las barras de la derecha representan los clados obtenidos en este estudio y los grupos de especies del género (*sensu* ZABALLOS & RUIZ-TAPIADOR, 1997; ZABALLOS & WRASE, 1998; ORTUÑO & GILGADO, 2011 y PÉREZ-GONZÁLEZ & ZABALLOS, 2013c).



5.5. ANÁLISIS DE LA SEÑAL FILOGENÉTICA Y RECONSTRUCCIÓN DE CARACTERES

Con el fin de evaluar los caracteres morfológicos sobre una topología obtenida con datos moleculares y compararlos con una topología que incluya todas las especies, los 92 caracteres (Apéndice II.I) fueron mapeados sobre los árboles ultramétricos (74 terminales) obtenidos con BEAST (los dos más favorecidos por los factores de Bayes) y sobre el árbol bayesiano de evidencia total (138 terminales). Los resultados se representan sobre el árbol ultramétrico de topología más similar al árbol de evidencia total (el 2º más favorecido por los factores de Bayes) en láminas individuales para cada carácter (Láminas I-XII, Apéndice II.V.).

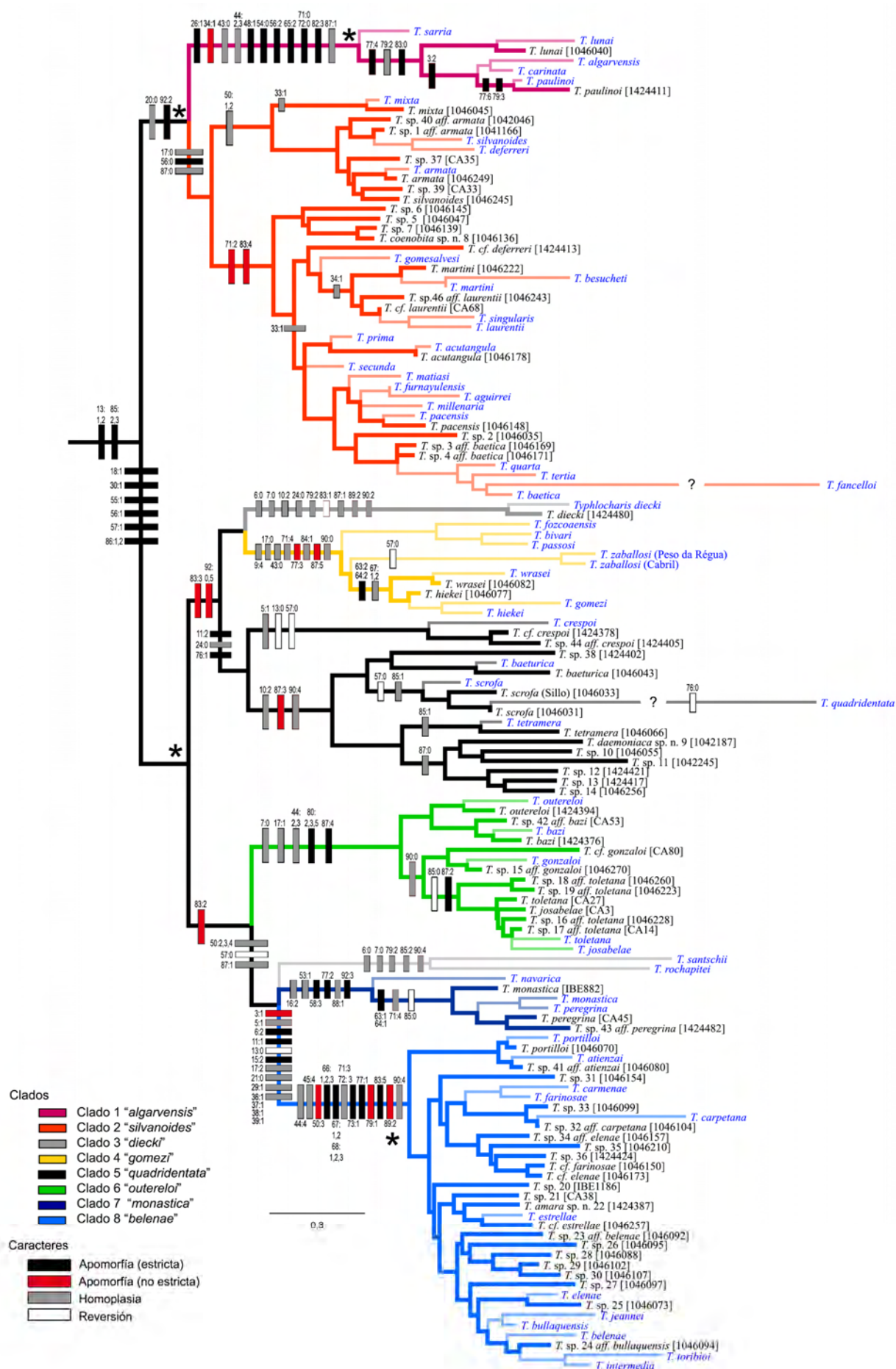
Los índices de consistencia (CI) y retención (RI) para cada carácter se dan en la Tabla IV, Apéndice II.III. Los resultados obtenidos son muy similares en los tres casos, si bien el CI de los caracteres es generalmente más bajo sobre el árbol de evidencia total.

Los caracteres definitorios de los clados se representan en la Fig. 129. Algunos caracteres que resultan informativos presentan cierto nivel de homoplasia y encontramos las siguientes situaciones:

- Caracteres apomórficos “no estrictos”: aquellos que son propios de un clado, pero no compartidos por todas las especies que lo componen. Ejemplo: carácter 3 (forma de las mandíbulas), cuyo estado 1 (mandíbulas robustas) es único y característico del clado 8, pero dentro de éste hay algunas especies que no lo tienen.
- Caracteres apomórficos con homoplasia: aquellos que resultan típicos de un clado, pero que aparecen también en especies fuera de ese clado. Ejemplo: carácter 9 (forma del clípeo), cuyo estado 4 (con diente medio) es muy característico del **clado 4**, pero aparece también en *T. mixta* (**clado 1**).

En general, los resultados indican un alto grado de homoplasia en los caracteres considerados y muchos de ellos funcionan como “tendencias” de algunos clados, a nivel general aparecen con frecuencia en dicho clado, pero no en todas las especies o no solo en ese clado.

► **Fig. 129.** Relaciones filogenéticas de evidencia total y reconstrucción de caracteres: árbol ML con *binary backbone* (set 3B) manteniendo fija la topología del árbol bayesiano de datos moleculares favorecido (BEAST, set 1B). Las ramas con trazo grueso representan la topología fijada, las ramas con trazo fino y nombres en azul representan los terminales añadidos (especies descritas, información exclusivamente morfológica). Los clados con soporte de nodo ≥ 90 se indican con “*”. Se muestran los caracteres morfológicos definitorios de cada clado: barras negras- apomorfías estrictas, barras rojas- apomorfías no estrictas (ver texto), barras grises- homoplasias, barras blancas- reversiones. La numeración junto a las barras representa “nº de carácter (según el listado del Apéndice II.I.) : estado o estados de carácter adquiridos en ese clado”. Clados coloreados como en la Fig. 125.



5.6. RESUMEN DE LOS CLADOS

La estructura de clados obtenida con los tres tipos de set de datos, moleculares, morfológicos y combinación de ambos se resume en la (Fig. 130), a partir de set de datos equivalentes (1B, 2B, 3A). Las topologías recuperadas en todos los análisis realizados son coherentes entre sí y se recuperan de forma continuada una serie de clados bien soportados: cinco de ellos se obtienen siempre y tres clados más se recuperan en los análisis con datos moleculares y de evidencia total (Fig. 130). Las relaciones basales entre los clados son inestables entre los diferentes análisis y no quedan bien resueltas, pero la mayoría de los análisis sugieren una división basal en dos grandes linajes.

Los mejores soportes se obtuvieron con los análisis BI. La inclusión de la partición morfológica en los análisis de evidencia total afecta a los valores de soporte de los clados, más bajos que con datos moleculares, pero se mantiene la misma estructura de clados. Los nombres propuestos para los clados se basan en la primera especie descrita que pertenece a dicho clado.

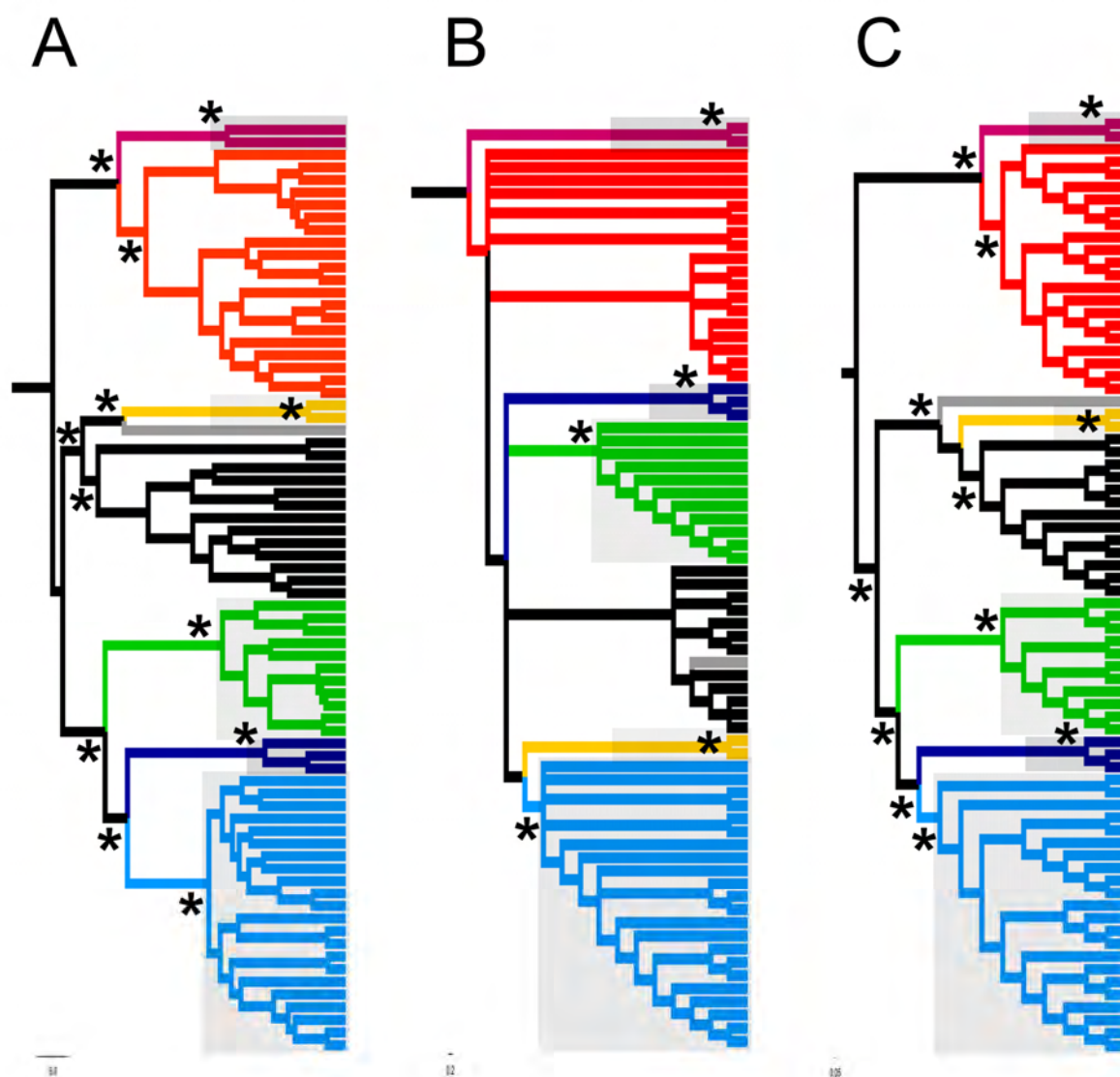


Fig. 130. Resumen de las topologías generales obtenidas (consenso 50% Maj. Rule obtenido con MrBayes). A.- Hipótesis de evidencia molecular (set 1B). B.- Hipótesis de evidencia morfológica (set 2B). Hipótesis de evidencia total (set 3A). “*” indica soporte de nodo >0,9. Los cuadros grises indican los clados recuperados en todos los análisis. Clados coloreados como en la Fig. 125.

Primer linaje: clados 1 y 2

En los análisis moleculares y de evidencia total, los **clados 1 y 2** son siempre grupos hermanos, una relación bien soportada que se apoya morfológicamente en la forma del pronoto, con el margen posterior sinuoso (caracteres 18 y 20, apomorfía homoplásica) y la presencia de apófisis muy largas y esbeltas en el terguito VIII de las hembras (carácter 92, apomorfía estricta), además de ser los únicos clados sin muescas laterales en el último ventrito (carácter 55) (Fig. 129).

Clado 1 – “*algarvensis*”

Este clado agrupa cinco especies descritas (*T. sarria*, *T. lunai*, *T. paulinoi*, *T. algarvensis*, y *T. carinata*), tres de ellas representadas solo por datos morfológicos.

Todos los análisis realizados recuperan este clado y siempre con valores de soporte altos. Las relaciones internas entre las especies, sin embargo, no quedan bien resueltas.

Los caracteres morfológicos que lo apoyan son la apófisis prosternal, en forma de lengüeta (carácter 26, apomorfía estricta), la tendencia a formar microdentículos en el ápice de los élitros (carácter 34, apomorfía no estricta), la ausencia de setas escutelares (carácter 43, apomorfía homoplásica), la presencia de tres o cuatro pares de setas discales (carácter 44, apomorfía homoplásica), la presencia de luneta apical en los élitros (carácter 48, apomorfía estricta), la ausencia de cinturón abdominal (carácter 54, apomorfía estricta), un patrón de quetotaxia en el último ventrito de tipo **m-m-s-s-l-s-m/m-s-l-s-s-m-m**, (carácter 56, apomorfía estricta), la presencia de un pelo mesotibial largo en los machos (carácter 65, apomorfía estricta), las proporciones de las patas, con metatibias largas y esbeltas (caracteres 71 y 72, apomorfía estricta), la asimetría en las setas distales del parámetro izquierdo, la inferior muy larga y en forma de sable (carácter 82, apomorfía estricta) y la forma subtriangular de los gonosubcoxitos, apuntados (carácter 87, apomorfía homoplásica) (Fig. 129).

La forma general del edeago también es muy característica del clado: robusto y suavemente arqueado, con crestas laterales en la zona distal (carácter 77, apomorfía no estricta), una lámina apical ancha y redondeada (carácter 79, apomorfía homoplásica) y piezas del endofalo en forma de “cabeza de flecha” (carácter 83, apomorfía estricta); excepto en *T. sarria*, que no desarrolla estas características, y *T. paulinoi*, que tiene un edeago único (caracteres 77 y 79, apomorfía estricta) (Fig. 129).

Clado 2 – “*silvanoides*”

Este clado incluye 20 especies descritas (*T. mixta*, *T. silvanoides*, *T. deferreri*, *T. armata*, *T. gomesalvesi*, *T. besucheti*, *T. martini*, *T. singularis*, *T. laurentii*, *T. prima*, *T. acutangula*, *T. secunda*, *T. matiasi*, *T. furnayulensis*, *T. aguirrei*, *T. millenaria*, *T. pacensis*, *T. quarta*, *T. tertia* y *T. baetica*), 14 de ellas representadas solo por datos morfológicos, y 14 taxones no descritos, representados por datos moleculares y morfológicos (incluyendo a *T. coenobita* **sp.n.**, presentada en el Capítulo 4).

Morfológicamente, el clado está apoyado por el patrón de quetotaxia en el último ventrito, tipo **l-s-s-l-s-s/s-s-l-s-s-l** (carácter 56, apomorfía estricta), el patrón de *sensilla coeloconica* en el último antenómero, tipo 3+1 (carácter 17, apomorfía homoplásica) y la forma redondeada de los gonosubcoxitos (carácter 87, apomorfía homoplásica) (Fig. 129).

Se recupera en los análisis con datos moleculares y de evidencia total con soportes altos (BI) o moderados y bajos (ML, MP). Los análisis basados en datos morfológicos no recuperan estas especies como un grupo monofilético. Las relaciones internas del clado no quedan resueltas, aparentemente afectadas por el alto número de terminales representados solo por datos morfológicos, pero a nivel general se recupera una estructura en dos subclados: uno con *T. mixta*, *T. armata*, *T. deferreri*, *T. silvanoides* y taxones afines (que comparten la presencia de fosetas ventrales leves en las hembras, carácter 50, apomorfía homoplásica) y otro con el resto de especies.

La posición de *T. fancelloi* no se resuelve, pero en todos los análisis aparece vinculado con los clados 1 o 2 o bien como especie basal a todo el grupo. Representado por un solo terminal con datos morfológicos, esta especie presenta una morfología bastante singular con varias autapomorfías, como la forma alargada del edeago (carácter 77) o el patrón de *sensilla coeloconica* en el último antenómero (carácter 17), que probablemente favorece esa inestabilidad en los análisis.

Segundo linaje: clados 3-8

Los siguientes clados aparecen frecuentemente agrupados en un gran linaje, una relación que se recupera en todos los análisis con datos morfológicos (BI y ML, soportado, MP, no soportado) y en los análisis BI con evidencia total (soporte alto) y con datos moleculares (soporte bajo). Morfológicamente esta relación está apoyada por la forma trapezoidal del pronoto (carácter 18, apomorfía estricta), la presencia de raíl en la zona apical de los élitros (carácter 30, apomorfía estricta), la posesión de muescas laterales en el último ventrito abdominal (carácter 55, apomorfía estricta), un patrón de quetotaxia en el último ventrito con marcado dimorfismo sexual, tipo **l-s-s-l-s-s/s-l-s-l-s-s-l**, (carácter 56, apomorfía estricta) y la presencia de setas laterales en los gonocoxitos (carácter 86, apomorfía estricta). El espacio intermetacoxal ancho (carácter 57, apomorfía estricta) también es un rasgo característico de este linaje, pero no se da en todos los clados (Fig. 129).

Los clados 3, 4 y 5 se agrupan con soporte alto o moderado en análisis moleculares (BI, ML y MP) y de evidencia total. Esta relación está apoyada por afinidades en la forma de los escleritos del endofalo (carácter 83, apomorfía no estricta) y la forma de las apófisis laterales del terguito VIII de las hembras (carácter 92, apomorfía no estricta) (Fig. 129).

Los clados 6, 7 y 8 también forman un clado bien soportado en los análisis moleculares y de evidencia total. Esta agrupación no está apoyada por caracteres morfológicos inequívocos, aunque hay afinidades en la forma de los escleritos del endofalo (carácter 83, apomorfía no estricta) (Fig. 129).

Los clados 7 y 8 son grupos hermanos según los análisis moleculares y de evidencia total, una relación sustentada por la presencia constante de fosetas ventrales profundas en el primer ventrito de las hembras (carácter 50, apomorfía homoplásica), el espacio intermetacoxal estrecho (carácter 57, apomorfía homoplásica con reversión) y los gonosubcoxitos subtriangulares (carácter 87, apomorfía homoplásica) (Fig. 129).

Clado 3 – “*diecki*”

Formado por tres especies descritas, *T. diecki*, *T. santschii* y *T. rochapitei*. Sólo *T. diecki* está representada tanto por datos moleculares como morfológicos.

No hay ninguna apomorfía inequívoca que apoye este clado, pero está caracterizado por una serie de rasgos que tienen cierto grado de homoplasia, como la forma de la lígula, con paraglosas muy cortas (caracteres 6 y 7) o la lámina apical del edeago ancha y redondeada (carácter 79) (Fig. 129).

T. diecki se caracteriza por la forma del labio, con epilobios apuntados y diente medio bajo (carácter 10), los dentículos posterolaterales del pronoto apenas insinuados (carácter 24), las piezas del endofalo en forma de varilla (carácter 83), un conducto espermatecal muy largo (carácter 89) y la espermateca ovoide (carácter 90) (Fig. 129).

T. santschii y *T. rochapitei*, representadas sólo por datos morfológicos, aparecen siempre como especies hermanas con soporte moderado o alto. Ambas tienen gonocoxitos tubulares cortos (carácter 85) y espermateca subcilíndrica (carácter 90) (Fig. 129). Las relaciones del clado formado por ambas son inestables: en la mayoría de los análisis se recupera como parte del clado 3 (BI, MP, con datos morfológicos y de evidencia total), pero afectado por cierta atracción de ramas largas. En algunos de los análisis ML (evidencia total) se agrupa como hermano del clado 6, con el que también presenta algunas afinidades (carácter 7). Su posición no queda resuelta.

Clado 4 – “*gomezi*”

Comprende siete especies descritas (*T. fozcoaensis*, *T. bivari*, *T. pasossi*, *T. zaballosi*, *T. wrasei*, *T. gomezi* y *T. hiekei*), de las que sólo dos están representadas por datos moleculares además de morfológicos.

Este clado recibe un soporte moderado o alto en todos los análisis y está bien caracterizado por la presencia de un diente medio en el clípeo (carácter 9, apomorfía homoplásica), la ausencia de setas escutelares (carácter 43, apomorfía homoplásica), la forma de las metatibias, dilatadas y con dentículos en la zona distal (carácter 71, apomorfía homoplásica). En la genitalia masculina predominan los edeagos de formas recurvadas (carácter 77, apomorfía no estricta) y un esclerito anular con la zona distal ancha y redondeada (carácter 84, apomorfía homoplásica); y en la genitalia femenina predominan los gonosubcoxitos con una proyección distal acodada (carácter 87, apomorfía no estricta) y las espermatecas subesféricas, turgentes (carácter 90, apomorfía homoplásica) (Fig. 129).

Las relaciones internas no pueden considerarse bien resueltas, pero se recupera de forma consistente una estructura de tres subclados, uno con las dos poblaciones de *T. zaballosi* (Cabril y Peso da Régua), otro con *T. fozcoaensis*, *T. bivari* y *T. pasossi* y otro con *T. wrasei*, *T. gomezi* y *T. hiekei*.

Clado 5 – “*quadridentata*”

Este clado incluye cinco especies descritas (*T. crespoidi*, *T. baeturica*, *T. scrofa*, *T. tetramera*, *T. quadridentata*), de las que dos están representadas sólo por su morfología, y nueve taxones sin describir, representadas por datos moleculares y morfológicos (entre ellas, *T. daemoniaca* sp.n., presentada en el Capítulo 4).

Morfológicamente, está soportado por la posesión de gula difusa (carácter 11, apomorfía estricta), dentículos posterolaterales del pronoto apenas insinuados (carácter 24, apomorfía homoplásica) y tarsos tetrámeros (carácter 76, apomorfía estricta) (Fig. 129).

Los análisis morfológicos no apoyan la monofilia de estas especies, que aparecen como un grupo polifilético de relaciones inciertas. Sin embargo, en los análisis moleculares y de evidencia total este clado recibe soporte moderado o alto, y sus relaciones internas se resuelven con coherencia. *T. crespoides* y dos taxones afines quedan separadas como un subclado caracterizado por presentar dimorfismo sexual en las mandíbulas (carácter 5, apomorfía homoplásica), por la pérdida del *pars stridens* (carácter 13, apomorfía homoplásica con reversión) y por el espacio intermetacoxal estrecho (carácter 57, apomorfía homoplásica con reversión). En el subclado formado por *T. baeturica*, *T. scrofa*, *T. tetramera* y siete taxones afines hay tendencia a tener labios con epilobios muy apuntados y lóbulo medio bajo o ausente (carácter 10, apomorfía homoplásica), y genitales femeninas con gonosubcoxitos “abiertos” en la parte distal (carácter 87, apomorfía no estricta) y espermatecas subcilíndricas (carácter 90, apomorfía homoplásica).

T. quadridentata se comporta como un taxón muy inestable de posición incierta. Los análisis que apoyan la monofilia del clado 5 lo ubican como parte de un subclado formado por los terminales que representan a *T. scrofa*, afectado por atracción de ramas largas.

Clado 6 – “*outereloi*”

Representado por cinco especies descritas (*T. outereloi*, *T. bazi*, *T. gonzaloi*, *T. toletana* y *T. josabelae*) y siete taxones no descritos. Excepto *T. gonzaloi*, todas están representadas por datos moleculares además de morfológicos.

El clado está bien soportado y, morfológicamente, se define por la forma de la lígula, con paraglosas muy cortas (carácter 7, apomorfía homoplásica), un patrón de *sensilla coeloconica* en el último antenómero de tipo 2+1 (carácter 17, apomorfía homoplásica), la presencia de tres o cuatro pares de setas discales (carácter 44, apomorfía homoplásica), el alargamiento del parámetro izquierdo (carácter 80, apomorfía estricta) y los gonosubcoxitos con una proyección vermiforme (carácter 87, apomorfía no estricta) (Fig. 129).

Las relaciones internas de este clado quedan bien resueltas en los análisis moleculares y de evidencia total, separando un subclado - formado por *T. outereloi*, *T. bazi* y un taxón afín - del resto, que comparten la forma esférica de la espermateca (carácter 90, apomorfía homoplásica). El subclado formado por *T. toletana*, *T. josabelae* y cuatro taxones afines, se caracteriza además por la genitalia femenina, con gonocoxitos unguiformes (carácter 85, apomorfía estricta con reversión) y los gonosubcoxitos recurvados (carácter 87, apomorfía estricta).

Clado 7 – “*monastica*”

Este clado agrupa tres especies descritas (*T. navarica*, *T. monastica* y *T. peregrina*) y un taxón sin describir. *T. navarica* solo está representada por datos morfológicos.

Está bien soportado en todos los análisis y todas sus especies comparten el alargamiento del pedúnculo del 3º antenómero (carácter 16, apomorfía homoplásica), la presencia de tubérculos mediales en el primer ventrito de los machos (carácter 53, apomorfía homoplásica), unos profémures mazudos, con dimorfismo sexual (carácter 58, apomorfía estricta), la forma del edeago, falciforme, robusto y alto (carácter 77, apomorfía estricta), un conducto espermatecal gradualmente engrosado, sin diferencias claras entre regiones (carácter 88, apomorfía homoplásica) y las apófisis laterales del terguito VIII espatuladas (carácter 92, apomorfía estricta) (Fig. 129).

Además, excepto *T. navarica*, presentan mesotibias con una cresta de pequeños dentículos (caracteres 63 y 64, apomorfía estricta), metatibias dilatadas y dentadas, (carácter 71, apomorfía homoplásica) y gonocoxitos unguiformes (carácter 85, apomorfía estricta con reversión). La posición de *T. navarica* es inestable dentro del clado y sus relaciones internas no quedan resueltas.

Clado 8 – “*belenae*”

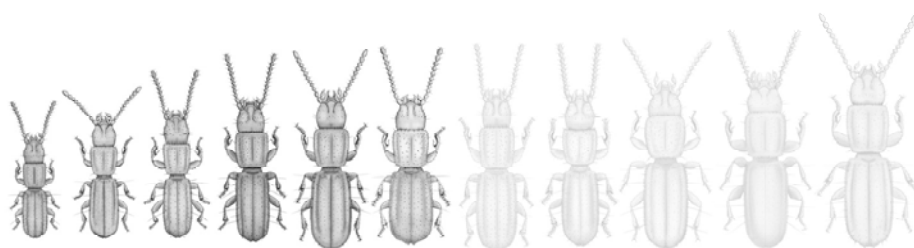
Está formado por 12 especies descritas (*T. portilloi*, *T. atienzai*, *T. carmenae*, *T. farinosae*, *T. carpetana*, *T. estrellae*, *T. elenae*, *T. jeannei*, *T. bullaquensis*, *T. belenae*, *T. toribioi* y *T. intermedia*), 11 de las cuales no están representadas molecularmente, además de 21 taxones no descritos, representadas por datos moleculares y morfológicos (incluyendo a *T. amara* sp.n., presentada en el Capítulo 4).

El clado se recupera consistentemente y recibe soportes muy altos en todos los análisis realizados, pero sus relaciones internas no se resuelven. Es el clado con mayor divergencia morfológica y está apoyado por un gran número de apomorfías, como la hipertrofia de las mandíbulas, robustas y angulosas (carácter 3, apomorfía no estricta), que presentan dimorfismo sexual (carácter 5, apomorfía homoplásica); la lígula subtriangular (carácter 6, apomorfía estricta), gula estrecha (carácter 11, apomorfía estricta), ausencia de *pars stridens* (carácter 13, reversión), flagelómeros reniformes (carácter 15, apomorfía estricta), un patrón de *sensilla coeloconica* de tipo 1+1 en el último antenómero (carácter 17, apomorfía homoplásica), ausencia de hiato medial (carácter 21, apomorfía homoplásica), ojales elitrales atrofiados (carácter 29, apomorfía homoplásica), poros elitrales fuertemente marcados (caracteres 36, 37, 38 y 39, apomorfías homoplásicas), setas pseudodiscales en los élitros (carácter 44, apomorfía homoplásica), un par de setas apicales bien desarrolladas (carácter 45, apomorfía homoplásica), fosetas ventrales profundas en el primer ventrito de las hembras, frecuentemente dobles (carácter 50, apomorfía no estricta), el conjunto de espolón y pelo metatibial en los machos (caracteres 66 y 73, apomorfía estricta), los metatrocánteros angulosos con dimorfismo sexual (caracteres 67 y 68, apomorfía estricta), metatibias no dilatadas distalmente (caracteres 71 y 72, apomorfía homoplásica), edeago falciforme fuertemente curvado (carácter 77, apomorfía estricta) con una lámina apical típicamente triangular y alargada (carácter 79, apomorfía no estricta) y escleritos del endofalo en forma de “sillín de bicicleta” (carácter 83, apomorfía estricta); conducto espermatecal muy largo (carácter 89, apomorfía no estricta) y espermateca subcilíndrica (carácter 90, apomorfía homoplásica) (Fig. 129).



Discusión

6



Sistemática

6.1. ORIGEN DE *Typhlocharis*

La estimación obtenida en este trabajo se ajusta a la hipótesis de un origen antiguo para el grupo, entre finales del Cretácico y principios del Paleoceno (JEANNEL, 1937, 1963; JEANNE, 1973; ZABALLOS & BANDA, 2001) y coincide con la datación obtenida por ANDÚJAR *et al.* (2016). Esto supone un origen significativamente anterior al propuesto por ORTUÑO & GILGADO (2011) e implica un tiempo mucho mayor para los procesos de adaptación y dispersión del grupo.

JEANNEL (1937, 1963) planteó un escenario evolutivo según el cual los ancestros de *Typhlocharis* llegarían al norte de África hace unos 65 m.a., con una radiación posterior vinculada a los eventos climáticos del Oligoceno (35 m.a.) y a la historia del macizo bético-rifeño (ANDÚJAR *et al.*, 2008). Sin embargo, los resultados muestran una diversificación inicial rápida con una radiación temprana de los grandes linajes del grupo durante el Eoceno (Fig. 126, Capítulo 5).

Los eventos del Oligoceno parecen asociados a una segunda oleada de radiación que afecta particularmente a los **clados 2 – silvanoides**, **5 – quadridentata**, **6 – outereioi-toletanus** y **8 – belenae**. Esto podría explicarse bajo la hipótesis de JEANNEL (1937, 1963) como un efecto del enfriamiento global durante el Oligoceno (LIU *et al.* 2009), que implicaría el retroceso de bosques tropicales y la expansión de zonas abiertas más áridas y secas, con suelos de clima templado, que proporcionaron un hábitat propicio para su colonización. El aumento de aridez en este periodo forzaría a los ancestros del grupo a pasar de un modo de vida probablemente humícola (JEANNEL, 1937, 1963), como el de la mayoría de especies actuales de Anillini que habitan bosques tropicales (e.g. ERWIN, 1982; SOKOLOV, 2013; SOKOLOV & KAVANAUGH, 2014) a un modo de vida estrictamente endógeo. JEANNEL (1937, 1963) consideraba que estos ancestros probablemente serían formas lucícolas con una mayor capacidad de dispersión, que se habrían adaptado a la vida endógea *a posteriori*, de forma similar a lo que se observa hoy en la tribu Lymnastini (JEANNEL, 1937). No obstante, la morfología tan conservativa en todo el grupo sugiere que su ancestro común ya manifestaba las adaptaciones propias de la vida endógea.

ZABALLOS & PÉREZ-GONZÁLEZ (2010b, 2011a) aportan evidencias de una distribución vicariante en el Estrecho de Gibraltar para *T. silvanoides* y *T. armata* y se basan en los

eventos del Messiniense (5,6-5,3 m.a) (GARCÍA-CASTELLANOS *et al.*, 2009) para argumentar que las poblaciones de ambos lados del Estrecho (sin diferencias morfológicas) llevan separadas desde entonces, sugiriendo procesos de especiación lentos. Esta hipótesis es favorecida por los resultados, en los que se observa que la mayoría de las especies divergen entre finales del Oligoceno y principios del Mioceno (hace unos 15-25 m.a.), con muy pocos casos de especiación con menos de 5 m.a. Este patrón parece ajustarse a procesos de saturación de nicho después de una rápida diversificación inicial (MOEN & MORLON, 2014) al evolucionar en un medio relativamente estable como es el suelo.

La monofilia del grupo parece fuera de duda, a pesar de que la representación de grupos externos en el análisis es limitada. Esto coincide con los resultados de ANDÚJAR *et al.* (2016), que muestran a *Typhlocharis* como un linaje monofilético bien caracterizado dentro de Anillini y es acorde con su distintiva homogeneidad morfológica y las evidencias biogeográficas disponibles (JEANNEL, 1937, 1963; JEANNE, 1973; ZABALLOS, 1989b; ZABALLOS & BANDA, 2001).

6.2. DIVERSIDAD DE *Typhlocharis*

Los nuevos datos sugieren que aún se desconoce buena parte de la diversidad de *Typhlocharis*. De 61 especies consideradas válidas a día de hoy, 10 de ellas se han descrito a partir del trabajo realizado durante esta Tesis y 3 más se presentan por primera vez aquí (Capítulo 4).

No es raro que los artrópodos endógeos, particularmente los coleópteros, sean grupos con una alta diversidad, frecuentemente asociada con un alto grado de microendemicidad (ANDÚJAR *et al.*, 2016). Esto ocurre en diversos grupos, como Leptotyphlinae (Staphylinidae; FANCELLO *et al.*, 2009), Bothrideridae (DAJOZ, 1977) o Reicheiina (Carabidae; CASALE, 2009).

Sin embargo, esta elevada diversidad es inusitada entre los Anillini y sólo los géneros *Anillinus* Casey, 1918 (60 especies), *Argiloborus* Jeannel, 1937 (52 especies) y *Geocharis* Ehlers, 1883 (43 especies) se acercan al nivel de *Typhlocharis* (GIACHINO, 2008, 2015; SERRANO & AGUIAR, 2012; SOKOLOV *et al.*, 2014). Es muy probable que la percepción de la diversidad de los Anillini esté fuertemente infravalorada, ya que no es fácil obtener ejemplares y hay pocos especialistas en el grupo. *Typhlocharis* puede ser el más diverso, pero también ha sido estudiado con relativa intensidad en los últimos años (PÉREZ-GONZÁLEZ & ZABALLOS, 2013c).

Los muestreos llevados a cabo en este trabajo han tenido una tasa de éxito de aproximadamente un 34% y los ejemplares capturados por muestreo varían entre 1 y 1268. Con todo, sólo el 28 % de los ejemplares obtenidos pertenece a especies ya descritas, dejando un 72 % de taxones no descritos, correspondientes a especies nuevas y potencialmente nuevas o de afinidad incierta. Esto sugiere que el número real de especies puede superar las 150 o 200 especies, siendo un grupo mucho más diverso, abundante y extendido de lo que se pensaba.

La estimación de esos taxones como entidades sistemáticas o “especies potenciales” obtenida con los análisis GMYC puede considerarse razonablemente eficaz y ha sido bastante congruente con la estimación basada en el estudio morfológico de los ejemplares. Se sabe que esta técnica tiende a sobreestimar el número de entidades cuando se comparan con morfoespecies, con una tasa de error de un 20% (TALAVERA *et al.*, 2013). Los resultados obtenidos se ajustan a este hecho y confirman la necesidad de utilizar información auxiliar para una adecuada delimitación de especies (TALAVERA *et al.*, 2013).

No obstante, la delimitación de especies ha sido problemática en varios casos (ej. *T. sp. 6*, *T. sp. 7* y *T. coenobita* **sp.n.**; *T. crespoid*, *T. cf. crespoid* y *T. sp. 44 aff. crespoid*; *T. sp. 12*, *T. sp. 13* y *T. sp. 14*; *T. sp. 16 aff. toletana*, *T. sp. 17 aff. toletana*, *T. toletana* y *T. josabelae*; *T. sp. 18 aff. toletana* y *T. sp. 19 aff. toletana*). Estas entidades forman complejos de especies de difícil identificación, con poblaciones que presentan afinidades morfológicas en el límite de la variabilidad intrapoblacional conocida (PÉREZ-GONZÁLEZ *et al.*, 2013) y lo que puede considerarse variabilidad interespecífica. La información de los datos moleculares (ver Figs. 1, 2 y 3, Apéndice II.IV) no resuelve el problema y, por el contrario, apoya la existencia de estos complejos de especies, que pueden interpretarse como resultado de fenómenos de especiación incipiente.

6.3. IMPLICACIONES TAXONÓMICAS

6.3.1. Grupos de especies y clados obtenidos: implicaciones taxonómicas

Las críticas hacia la validez de los grupos de especies como reflejo de relaciones de parentesco (ANDÚJAR *et al.*, 2010; ORTUÑO & GILGADO, 2011; PÉREZ-GONZÁLEZ & ZABALLOS, 2012, 2013a) se ven respaldadas por los resultados obtenidos (Figs. 125, 127, 128, 130 Capítulo 5). Esto era esperable y no conviene olvidar que el objetivo último de la agrupación de especies es facilitar la comparación entre especies para agilizar la taxonomía de un género de creciente complejidad (ZABALLOS & RUÍZ-TAPIADOR, 1997).

De los ocho grupos de especies definidos (ZABALLOS & RUÍZ-TAPIADOR, 1997; ZABALLOS & WRASE, 1998; PÉREZ-GONZÁLEZ & ZABALLOS, 2013c), sólo el **grupo gomezi** (*sensu* ZABALLOS & RUÍZ-TAPIADOR, 1997) y el **grupo quadridentata** (*sensu* PÉREZ-GONZÁLEZ & ZABALLOS, 2013c) se mantienen inalterados y reflejan auténticos grupos monofiléticos, siendo equivalentes a los **clados 4 - gomezi** y **5 - quadridentata** obtenidos en los análisis (Fig. 128, Capítulo 5).

Las especies del **grupo silvanoides** quedan distribuidas entre dos clados: el **clado 1 - algarvensis** incluye a todas las especies de este grupo excepto a *T. silvanoides*, que forma parte del **clado 2 - silvanoides**. La definición original del clado, basada en la posesión de una serie umbilicada de tipo 4+4, se muestra ineficaz por sí sola.

El **grupo baetica** resulta ser un grupo polifilético anidado en el **clado 2 - silvanoides**, donde *T. mixta* es independiente de las demás especies. El resto del **grupo baetica** forma parte de un mismo subclado con bajo soporte en los análisis de evidencia total (Figs. 128, 129, Capítulo 5), al que también pertenecen *T. laurentii*, *T. singularis*, *T. gomesalvesi*, *T. besucheti* o *T. martini*, a pesar de que no tienen dentículos supernumerarios en los élitros. No obstante, comparten muchas otras características con las especies del **grupo baetica** y precisamente son especies donde el ápice elitral suele formar microdentículos.

El **grupo monastica** *sensu* ZABALLOS & RUÍZ-TAPIADOR (1997) es monofilético y se agrupa con *T. navarica* formando el **clado 7 - monastica** (Fig. 128, Capítulo 5). Podemos afirmar ahora que la redefinición propuesta por ORTUÑO & GILGADO (2011) constituye un grupo polifilético; ya que *T. toletana* y *T. josabelae* se agrupan en el **clado 6 - outerelei** y no son geográfica ni morfológicamente próximas a *T. monastica* y *T. peregrina*. De esto se deduce que la posesión de una genitalia unguiforme no indica parentesco.

Los **grupos diecki** y **outerelei** no están apoyados por ningún grupo natural. Estos grupos, han constituido un cajón de sastre en el que colocar aquellas especies cuyo patrón de serie umbilicada era 4+3, 4+2 o 4+1 y no presentaban, aparentemente, ningún otro rasgo diagnóstico importante (ZABALLOS & RUÍZ-TAPIADOR, 1997). Los resultados

muestran que las especies de estos grupos (Fig. 128, Capítulo 5) están poco relacionadas entre sí y se agrupan en distintos clados o subclados definidos por caracteres distintos a la serie umbilicada.

El **grupo *carpetana***, con dos especies que se incluyen en el **clado 8 – *belenae*** (*T. carpetana* y *T. portilloi*), también es una agrupación polifilética (Fig. 128, Capítulo 5). La característica definitoria de este grupo, una serie umbilicada anterior con 3 setas, aparece en dos de las nuevas entidades encontradas en este trabajo (*T. sp. 25* y *T. sp. 32 aff. carpetana*), cuyas relaciones con *T. carpetana* y *T. portilloi* no quedan resueltas y en ningún caso forman un clado.

6.3.2. Caracteres taxonómicos de los grupos de especies

Entre los caracteres clásicos que se han utilizado para establecer afinidades entre especies hay que destacar especialmente la serie umbilicada de los élitros, la presencia y forma de dentículos del ápice elitral y la forma de los gonocoxitos. Con ellos se fundamentó la propuesta de grupos de especies (ZABALLOS & RUIZ-TAPIADOR, 1997; ZABALLOS & WRASE, 1998) y se han sugerido interpretaciones evolutivas (JEANNE, 1973; ZABALLOS & WRASE, 1998; ORTUÑO & GILGADO, 2011) que se discuten a continuación.

JEANNE (1973) postuló que se puede distinguir un gradiente morfológico en *Typhlocharis*, entre especies de gran tamaño con series umbilicadas amplias y especies más pequeñas, con series umbilicadas reducidas y dentículos en el ápice elitral. Esas diferencias se han atribuido a una creciente especialización hacia el medio endógeo (ZABALLOS, 1989b), en la que la disminución de tamaño se reflejaría en el acortamiento de los élitros (con aparición de dentículos apicales) y la reducción de la serie umbilicada.

Sobre la serie umbilicada

Tradicionalmente, la serie umbilicada ha sido el carácter principal para formar agrupaciones sistemáticas en los Anillini, ya que la disposición de los poros setígeros presenta distintos patrones y es un carácter relativamente fácil de observar (JEANNE, 1937, 1963). *Typhlocharis* es el único género del grupo en el que el número de setas de la serie umbilicada se reduce (de nueve setas a entre ocho y cuatro), variando entre especies, lo que unido a la visibilidad de este carácter ha llevado a utilizarlo como base en las propuestas de agrupación de especies (ZABALLOS & RUIZ-TAPIADOR, 1997).

No obstante, se han citado diversas evidencias de la inestabilidad de este carácter. JEANNE (1973) menciona un ejemplar de *T. quadridentata* con una serie umbilicada anómala (3+3/3+2)¹⁸ concluyendo que “esto sugiere que no es siempre constante”. *T. singularis* fue descrito a partir de un solo macho (4+1), pero todos los ejemplares de esta especie capturados posteriormente tienen una serie umbilicada 4+2 (SERRANO & AGUIAR, 2000, 2002). ZABALLOS & PÉREZ-GONZÁLEZ (2011a) hablan de dos ejemplares de *T. silvanoides* con series umbilicadas asimétricas en los que aparece una seta extra en el grupo anterior (5+4/4+4).

Filogenéticamente, la serie umbilicada se muestra como un carácter muy susceptible de homoplasia (Lámina VI, Apéndice II.V) y no recibe ningún apoyo como carácter fiable

¹⁸ La serie umbilicada anterior de *T. quadridentata* consta de cuatro setas, no tres, pero JEANNE (1973) es muy explícito con la posibilidad de error al contar las setas del grupo anterior: “Las fórmulas que se han identificado, aparte de las posibilidades de errores en lo que concierne al grupo anterior *únicamente**, son las siguientes [...]” (* en cursiva en el texto original).

para establecer relaciones entre especies. Existen evidencias de cambios importantes en la serie umbilicada a distintos niveles:

1) Variabilidad a nivel de individuo: Durante este estudio se han observado un elevado número de casos de anomalías en la serie umbilicada. Se han encontrado series umbilicadas asimétricas en especies del **clado 1 – silvanoides**: *T. armata* (4+3/4+4 en 1 ejemplar de Jandac ez Zerara, Marruecos), *T. sp. 1 aff. armata* (4+4/4+3 en 1 ejemplar, hologenóforo 1046311, de Puerto Tirado, Ubrique); en especies del **clado 5 – quadridentata**: *T. sp. 11* (4+2/3+2 en 1 ejemplar, hologenóforo 1042261, de Nava de Cabra, Córdoba), *T. scrofa* (3+1/4+1 en 1 ejemplar, hologenóforo 1046032, de Cumbres de San Bartolomé, Huelva); en especies del **clado 6 – outerelei**: *T. sp. 42 aff. bazi* (3+2/4+2 en 1 ejemplar de Las Inviernas, Guadalajara), *T. sp. 16 aff. toletana* (4+3/4+2 en 5 ejemplares, incluido el hologenóforo 1046227, de Cerro de las Canteras, Albacete), *T. sp. 18 aff. toletana* (3+3/4+3 en 1 ejemplar y 4+3/4+2 en 8 ejemplares, incluido el hologenóforo 1046260, de Fuente de Parra, Albacete; 4+3/4+2 en 2 ejemplares, hologenóforos 1046236 y 1046238 de Cueva Negra, Albacete), *T. sp. 19 aff. toletana* (4+3/3+3 en 1 ejemplar, hologenóforo 1046265, de Fuente de Sancho, Albacete); y en especies del **clado 8 – belenae**: *T. cf. carmenae* (4+2/4+3 en 1 ejemplar de Los Navalucillos, Toledo) y *T. portilloi* (3+2/4+2 en 1 ejemplar, hologenóforo 1046070, de El Gordo, Toledo).

Puede apreciarse que las alteraciones más frecuentes son la pérdida de una seta del grupo posterior (generalmente la 6ª seta), la pérdida de una seta del grupo anterior (variable, pero siempre una de las setas cortas, la 1ª o la 3ª) y, más raramente, la duplicación de setas en el grupo anterior (también variable y siempre se duplica una de las setas cortas). La incidencia de estas anomalías no es muy elevada (26 casos en más de 3000 ejemplares estudiados), pero parecen ser más frecuentes en las especies del **clado 6 – outerelei**, donde han llegado a aparecer hasta 9 individuos aberrantes en series de unos 100 individuos de la misma población (ej. Fuente de Parra).

2) Variabilidad a nivel de población: También han aparecido casos similares al descrito para *T. singularis* (ejemplares con una serie umbilicada distinta a la de otros miembros de la misma población) en especies del **clado 6 – outerelei** con un patrón general de 4+3: *T. sp. 16 aff. toletana* (2 ejemplares con patrón 4+2 de Cerro de las Canteras, Albacete), *T. sp. 18 aff. toletana* (3 ejemplares 4+2 de Fuente de Parra, Albacete), *T. sp. 19 aff. toletana* (1 ejemplar, 4+2, de Fuente de Sancho, Albacete).

Además, hay poblaciones de diferentes localidades que son prácticamente indistinguibles morfológicamente pero presentan patrones de serie umbilicada distintos (ej. *T. sp. 6*, *T. sp. 7* y *T. coenobita sp. n.*; *T. sp. 16 aff. toletana*, *T. sp. 17 aff. toletana*, *T. toletana*, y *T. josabelae*; o *T. sp. 34 aff. elenae*, *T. cf. farinosae*, *T. elenae* y *T. farinosae*). Esto podría explicarse por la fijación del carácter mediante procesos de deriva genética en esas poblaciones (ORTUÑO & GILGADO, 2011).

3) Variabilidad a nivel de clado: La distribución de los patrones en la filogenia no refleja ningún patrón claro y la mayoría de los clados cubren un amplio espectro de patrones de serie umbilicada entre sus especies. Un buen ejemplo de esto es el **clado 2 – silvanoides**, un solo clado en el que ya se observa toda la gama entre patrones 4+4 y 4+1, incluso dentro de grupos concretos, como las especies del **grupo baetica sensu ZABALLOS & RUIZ-TAPIADOR (1997) (PÉREZ-GONZÁLEZ & ZABALLOS, 2013a)**.

No obstante, hay un sesgo hacia series umbilicadas más amplias en los **clados 1 – algarvensis** y **2 – silvanoides** (la serie más amplia, 4+4 es exclusiva de estos clados y en general predomina el patrón 4+3) y hacia series reducidas en el resto de los clados (en los que predominan los patrones 4+2 y 4+1, el patrón 4+3 es menos frecuente y no se dan

patrones 4+4). Las series umbilicadas más reducidas (3+1) se dan en especies del **clado 8 – *belenae***.

JEANNE (1973) sugirió una correlación entre la reducción del tamaño corporal y la reducción de la serie umbilicada. Esta hipótesis parece consistente en sentido amplio y, de hecho, la serie umbilicada 4+1 es predominante en el **clado 5 – *quadridentata*** (Lámina VI, Apéndice II.V), que manifiesta una mayor tendencia a la miniaturización e incluye a las especies más pequeñas del grupo (PÉREZ-GONZÁLEZ & ZABALLOS, 2013c). No obstante, esta relación no se cumple en su sentido más estricto y existen numerosas excepciones: hay especies de gran talla con series umbilicadas reducidas, como *T. elenae* (4+1), o especies pequeñas con series umbilicadas amplias, como *T. baeturica* (4+3).

Sin embargo, que estas reducciones de la serie umbilicada no se den en ningún otro Anillini, habiendo géneros diminutos (ej. *Argiloborus* Jeannel, 1937), sugiere que la plasticidad de este carácter es inherente a la evolución de Typhlocharina.

Sobre los dentículos apicales de los élitros

El desarrollo de dentículos en el ápice de los élitros es infrecuente en Anillini. Existen pequeños dentículos lateroapicales, cercanos al poro de la seta 9ª, en especies de *Caecoparvus*, *Iason*, y *Pelonomites* (GIACHINO & VAILATI, 2011; GIACHINO, 2015) y dientes parasuturales en dos especies de *Anillinus*: *A. acutipennis* Sokolov & Reddell, 2014 y *A. forthoodensis* Sokolov & Reddell, 2014 (SOKOLOV *et al.* 2014), pero la variabilidad, plasticidad y frecuencia de estas estructuras en *Typhlocharis* es excepcional.

La filogenia obtenida (Fig. 129, Capítulo 5) sugiere que los distintos tipos de dentículos que existen en *Typhlocharis* (supernumerarios, parasuturales y asociados a la 7ª estría) tienen orígenes independientes, de acuerdo con la hipótesis de ZABALLOS & PÉREZ-GONZÁLEZ (2013a) (ver Capítulo 3).

Los dentículos supernumerarios de los élitros se han usado como diagnóstico del **grupo *baetica*** (ZABALLOS & RUIZ-TAPIADOR, 1997) y su origen parece estar relacionado con excrecencias del borde de la epipleura sin relación con otras estructuras o relieves elitrales (ZABALLOS & PÉREZ-GONZÁLEZ, 2013a). Este tipo de dentículos aparece únicamente en especies del **clado 2 – *silvanoides*** y los resultados indican que se han desarrollado, al menos, dos veces de forma independiente (Fig. 129, Capítulo 5, Lámina V, Apéndice II.V). Esta convergencia no parece difícil de adquirir, teniendo en cuenta que en los **clados 1 – *algarvensis*** y **2 – *silvanoides*** hay especies que tienen microdentículos en el margen apical de los élitros y algunas de ellas (ej. *T. martini*, *T. laurentii*) están estrechamente relacionadas con las especies con dentículos supernumerarios. La posición y forma de los microdentículos, como pequeñas irregularidades escamosas en el margen de la epipleura (ver Fig. 37, Capítulo 3), sugiere su homología con los dentículos supernumerarios y es factible que éstos se hayan desarrollado a partir de microdentículos hipertrofiados. El caso de *T. tertia* sugiere que los dentículos del margen lateral serrado de los élitros invaden el ápice elitral y formar dentículos similares a este tipo. Por ahora esta especie es un caso único y sus implicaciones sobre la evolución de los dentículos supernumerarios no están claras (ZABALLOS & PÉREZ-GONZÁLEZ, 2013a).

Los dentículos parasuturales son los que presentan un mayor un mayor grado de homoplasia. Esto no es sorprendente teniendo en cuenta su nivel de plasticidad morfológica (ver Capítulo 3) e incluso se conoce variabilidad dentro de algunas especies, como en el caso de *T. elenae* (SERRANO & AGUIAR, 2002). Los dentículos parasuturales se han originado múltiples veces: en el **clado 1- *algarvensis*** (ej. *T. lunai*), en el **clado 2 -**

silvanoides (ej. *T. laurentii*), en el **clado 4 - gomezi** (ej. *T. wrasei*), en el **clado 5 - quadridentata** (ej. *T. quadridentata*) y en el **clado 8 - belenae** (ej. *T. carmenae*).

Los dentículos de la 7ª estría aparecen en especies de los **clados 3 - diecki, 4 - gomezi, 5 - quadridentata, 6 - outerelei, 7 - monastica y 8 - belenae** a consecuencia de la aparición del raíl en los élitros, formándose siempre a partir del engrosamiento cuticular de éste. No se desarrollan en todas las especies con raíl (en los **clados 3 - diecki y 6 - outerelei** como mucho se forma un pequeño bulto) y las relaciones entre estos clados sugieren que el desarrollo del denticulo es una convergencia que ha surgido al menos dos veces (Lámina IV, Apéndice II.V).

Habitualmente, los dentículos parasuturales y los dentículos de la 7ª estría aparecen juntos (especialmente en los **clados 5 - quadridentata y 8 - belenae**), lo que llevó a JEANNE (1973) a relacionar su origen con un hipotético acortamiento del margen elitral vinculado a la disminución de tamaño corporal. Esta hipótesis se ve apoyada por el hecho de que, excepto los dentículos supernumerarios, los dentículos siempre se desarrollan en zonas reforzadas de los élitros, perfilando los relieves ya existentes en el ápice del élitro (dados por el final de la 7ª estría y el ángulo de la sutura).

Sin embargo, no se aprecia una reducción significativa del ápice elitral y el abdomen siempre queda cubierto por los élitros. Además, en otros Anillini con élitros verdaderamente reducidos (ej. *Winklerites*, *Hypotypylus*) la zona apical no se refuerza, sino que pierde esclerotización (e.g. GIACHINO & VAILATI, 2011; MAGRINI, 2013). Tampoco hay una correlación clara entre la disminución del tamaño corporal y la presencia de dentículos. Es cierto que las especies de *Typhlocharis* con tamaño inferior a 1,10 mm siempre tienen dentículos de algún tipo (ej. *T. scrofa*, *T. prima*, *T. carpetana*), pero, al igual que en el caso de la serie umbilicada, hay muchas excepciones a esta tendencia y los dentículos son también frecuentes en especies de tamaño mediano y grande (ej. *T. elenae*).

Por el contrario, parece que el desarrollo de los dentículos responde a otros factores. La aparición múltiple de diferentes modelos de dentículos y su presencia tan extendida en el grupo sugiere un papel importante, tal vez ornamental o como señal de reconocimiento social o sexual. Su función real sigue siendo desconocida.

Sobre la forma de los gonocoxitos

La gran variabilidad en la forma de los gonocoxitos existente en *Typhlocharis* no tiene equivalente en otros Anillini (PÉREZ-GONZÁLEZ & ZABALLOS, 2012, 2013c) y tanto el descubrimiento de los gonocoxitos tubulares (VIGNA-TAGLIANTI, 1972) como el de especies con gonocoxitos unguiformes (ZABALLOS & WRASE, 1998) han llevado a considerar este carácter como muy relevante en la sistemática del género. La práctica totalidad de Anillini tiene gonocoxitos de tipo unguiforme, por lo que se ha asumido que éste debe ser el estado plesiomórfico en *Typhlocharis* (ZABALLOS & WRASE, 1998).

ORTUÑO & GILGADO (2011) propusieron cuatro hipótesis para explicar la distribución de los gonocoxitos unguiformes en el grupo: 1) los gonocoxitos unguiformes son plesiomórficos y se han mantenido en un solo linaje basal monofilético; 2) los gonocoxitos unguiformes son plesiomórficos y se han mantenido en varios linajes basales, parafiléticos; 3) los gonocoxitos unguiformes son un atavismo, una reversión producida en varios linajes independientes; 4) los gonocoxitos unguiformes son una reversión producida en un solo linaje monofilético.

Los resultados no se ajustan a las predicciones esperadas de las hipótesis 1, 2 y 4 (ORTUÑO & GILGADO, 2011); pero son acordes con el tercer escenario y sugieren que la

morfología unguiforme se comporta como una reversión que aparece independientemente en especies del **clado 6 - *outereloi*** y en el **clado 7 - *monastica*** (Fig. 129, Capítulo 5).

Sin embargo, estos escenarios asumen que los gonocoxitos tubulares han aparecido una sola vez en el grupo. No contemplan la posibilidad de que la morfología tubular se haya adquirido de manera independiente en distintos linajes, a pesar de que hay diversas evidencias a favor de esta hipótesis:

- La variabilidad de los gonocoxitos tubulares (PÉREZ-GONZÁLEZ & ZABALLOS, 2012, 2013c) tiene señal filogenética (Fig. 56, B 6-9, Capítulo 3, Fig. 129, Capítulo 5, Lámina XI, Apéndice II.V). Los gonocoxitos de los **clados 1 - *algarvensis*** y **2 - *silvanoides*** tienden a ser más esbeltos y alargados y carecen de setas laterales¹⁹. Todos los demás clados comparten la presencia de setas laterales en los gonocoxitos y son frecuentes las formas cortas y robustas.
- La gran plasticidad en los gonocoxitos de las especies del **clado 5 - *quadridentata***, con formas casi unguiformes (*T. quadridentata*), mazudas (*T. scrofa* y *T. tetramera*) y tubulares cortas y robustas (*T. cresspoi*) (Fig. 56, B 4-6; Capítulo 3, Lámina XI, Apéndice II.V), demuestra que un solo linaje de especies puede abarcar todo el espectro morfológico entre gonocoxitos unguiformes y tubulares en una transición gradual (PÉREZ-GONZÁLEZ & ZABALLOS, 2013c). En los **clados 6 - *outereloi*** y **7 - *navarica*** no se conocen morfologías intermedias, pero ambos incluyen subclados con especies de gonocoxitos unguiformes hermanados con especies de gonocoxitos tubulares cortos.
- La existencia de diferencias morfológicas en los gonocoxitos unguiformes de *T. josabellae* (ORTUÑO & GILGADO, 2011; Fig. 56, B 3, Capítulo 3). Algunos ejemplares tienen gonocoxitos muy romos en los que la parte distal está suavizada y es muy corta, con una forma que recuerda a los gonocoxitos tubulares más robustos. No presentan marcas o señales de daño como sería esperable si esta diferencia morfológica fuera resultado de un desgaste por uso.

Teniendo en cuenta esto, parece factible un escenario evolutivo en el que, a partir de ancestros con gonocoxitos unguiformes, la morfología tubular se desarrolle una vez en los **clados 1 - *algarvensis*** y **2 - *silvanoides*** (con desaparición de las setas laterales) y de manera independiente en el resto de los clados (manteniendo las setas laterales), donde la plasticidad de los gonocoxitos está demostrada y la transición entre ambas morfologías puede haber ocurrido múltiples veces.

Que al menos otro género de Anillini (*Anillotarsus*) haya desarrollado también una morfología tubular de los gonocoxitos (MATEU, 1980) sugiere que es una solución eficiente ante determinadas presiones evolutivas. Los gonocoxitos están implicados en la puesta (CASALE *et al.*, 1982) y las diferentes morfologías deben reflejar diferentes estrategias de oviposición. Los gonocoxitos unguiformes, robustos, curvos y esclerotizados, parecen apropiados para mover tierra de forma activa – cavar – creando huecos donde depositar los huevos. Los gonocoxitos tubulares, finos y mucho menos esclerotizados, con el aparato sensorial concentrado en la parte distal, son inadecuados para cavar y parecen adaptados a una función táctil (posiblemente sensibles también a la humedad), aprovechando las fisuras y huecos naturales de los suelos arcillosos blandos para desovar (CASALE *et al.*, 1982; ORTUÑO & GILGADO, 2011).

¹⁹ Sólo se conoce una excepción, *T. baetica*, que posee una seta lateral en la zona media de cada gonocoxito.

6.3.3. Caracteres taxonómicos con señal filogenética

El estudio de estructuras morfológicas no observadas o no valoradas anteriormente junto a las utilizadas tradicionalmente en la taxonomía de *Typhlocharis* (ver Capítulo 3), ha permitido evaluar su potencial como herramientas taxonómicas. Hemos encontrado diversos caracteres que manifiestan una clara señal filogenética.

Algunos de estos caracteres con señal filogenética tienen valores muy bajos de CI (Tabla IV, Apéndice II.III) y alto nivel de homoplasia. Esto puede estar parcialmente afectado por la propia construcción y codificación de los caracteres. Algunas estructuras, como los escleritos del endofalo (carácter 83) son conflictivas, pues son estructuras irregulares muy variadas difíciles de concretar en unas categorías determinadas pero, a la vez, se reconocen patrones que funcionan muy bien a nivel de clados. También se sabe que las decisiones tomadas en la codificación de caracteres morfológicos tienen influencia en los análisis y diferentes criterios presentan distintas ventajas e inconvenientes (PLEIJEL, 1995). En nuestro caso, el diseño de caracteres multiestado parece estar reduciendo la calidad de la señal filogenética recuperada (un claro ejemplo es el carácter 86 – seta lateral de los gonocoxitos – en el que la presencia de la seta se codifica en dos estados distintos según su posición, ver Lámina XI, Apéndice II.V). A esto se añade la homoplasia real de caracteres en los que es fácil que se produzcan convergencias, como la expresión de dentículos (en élitros, patas, etc.) o la pérdida de setas.

A pesar de ello, los linajes y clados manifiestan tendencias morfológicas (PÉREZ-GONZÁLEZ & ZABALLOS, 2012) muy correlacionadas con determinados caracteres, por lo que pasan a ser herramientas taxonómicas útiles en el estudio del grupo.

Estructuras cefálicas

Las mandíbulas, el clípeo, el órgano estridulador o la lígula, tienen cierta señal filogenética y algunos estados de carácter son propios de determinados clados (Láminas I-II, Apéndice II.V). No obstante, entre los caracteres cefálicos destacan las antenas y la gula, a los que dedicaremos este apartado.

En lo que respecta a las **antenas**, los flagelómeros forman un gradiente progresivo desde formas ovoides a reniformes, pasando por formas intermedias subesféricas y subcuadradas (Fig. 25, Capítulo 3). El patrón filogenético de estas diferencias no contradice las hipótesis de JEANNE (1973) y ZABALLOS (1989b): las especies más grandes y con series umbilicadas más amplias (**clados 1 – *algarvensis* y 2 – *silvanoides***) tienen flagelómeros redondeados, ovoides o subesféricos, mientras que las especies generalmente más pequeñas (**clados 3 – *diecki*, 4 – *gomezi*, 5 – *quadridentata*, 6 – *outereloi*, 7 – *monastica* y 8 – *belenae***), con series umbilicadas reducidas tienen flagelómeros subcuadrados y reniformes. Asumiendo la interpretación de ZABALLOS (1989b), esta tendencia podría reflejar una adaptación específica de aquellas especies más estrictamente endógeas. Las formas subcuadradas y reniformes maximizan la concentración de un tipo de *sensilla trichodea* (**st3**) en la zona ventral del flagelómero. Las **st3** son consideradas sensilas olfatorias y se ha sugerido su papel como receptores de feromonas de agregación (MERIVEE *et al.*, 2000, 2001, 2002; PLOOMI *et al.*, 2003).

Hay una clara correlación entre la morfología de los flagelómeros y la presencia de órgano estridulador (*pars stridens*), ausente precisamente en las especies con flagelómeros reniformes (Lámina II, Apéndice II.V). Esto puede implicar diferencias en los mecanismos de comunicación en el grupo, pasando de producir sonido a captar feromonas (ZABALLOS & PÉREZ-GONZÁLEZ, 2011a). El empleo de feromonas de agregación

está documentado en otros carábidos (e.g. MERIVEE *et al.*, 2000) y es posible que se haya extendido en *Typhlocharis*, lo que además explicaría por qué algunas especies se capturan en gran número (PÉREZ-GONZÁLEZ & ZABALLOS, 2013a).

El patrón de *sensilla coeloconica* (**sc**) en el último antenómero tiene una distribución similar en la filogenia (Lámina III, Apéndice II.V). Aunque hay excepciones, las especies de los **clados 3 - diecki**, **4 - gomezi**, **5 - quadridentata**, **6 - outerelei**, **7 - monastica** y **8 - belenae** tienen patrones reducidos. Estas setas se han interpretado como termo-, higo- o quimiorreceptoras (ZACHARUK, 1985; PLOOMI *et al.*, 2003) y es posible que la reducción de este equipamiento sensorial sea una adaptación al suelo profundo, con temperatura y humedad más estables que las capas superficiales. La variabilidad individual no es rara en este carácter (PÉREZ-GONZÁLEZ & ZABALLOS, 2013b).

La **gula** refleja una señal filogenética inequívoca. De acuerdo con las tendencias morfológicas propuestas por PÉREZ-GONZÁLEZ & ZABALLOS, (2012), la gula ancha es propia de especies con series umbilicadas amplias y podría considerarse un carácter plesiomórfico. Los resultados son coherentes con esta interpretación y las modificaciones de la gula aparecen en dos clados de morfología muy derivada según el criterio de JEANNE (1973): el **clado 5 - quadridentata** (gula difusa) y el **clado 8 - belenae** (gula estrecha). La gula estrecha está directamente asociada a la hipertrofia de la cápsula cefálica que ha sufrido este grupo de especies.

Estructuras torácicas

El **pronoto** ha resultado tener una fuerte señal filogenética y su forma general es muy útil para dividir los grandes clados obtenidos (Lámina III, Apéndice II.V). A pesar de la variabilidad intraespecífica que se da en esta estructura (PÉREZ-GONZÁLEZ *et al.* 2013), los pronotos subcuadrados son propios de los **clados 1 - algarvensis** y **2 - silvanoides** y los pronotos subtrapezoidales, del resto de clados.

La **apófisis prosternal** no había sido valorada anteriormente como herramienta taxonómica y, sin embargo, tiene una señal filogenética muy buena (Lámina IV, Apéndice II.V). La apófisis en forma de lengüeta es una de las diferencias que mejor distinguen a las especies del **clado 1 - algarvensis** del resto del grupo, que muestran apófisis redondeadas. Es interesante notar que *T. fancelloi*, cuya posición filogenética no queda resuelta entre los **clados 1 - algarvensis** y **2 - silvanoides** tiene una apófisis prosternal atípica, casi romboidal que no encaja exactamente con la forma redondeada extendida en el **clado 2 - silvanoides**.

En cuanto a los **élitros**, ya se ha visto que dos de los caracteres más utilizados hasta ahora, la serie umbilicada y la presencia de denticulos en el ápice elitral, no son eficaces para distinguir los clados (Láminas IV y VI, Apéndice II.V). No obstante, las variaciones en el ápice elitral han demostrado ser muy significativas y pasan a ser algunos de los mejores caracteres para reconocer los grandes clados obtenidos.

Los élitros del **clado 1 - algarvensis** se caracterizan por la **luneta apical**. Esta estructura recuerda a la estriola apical que se observa en otros Bembidiini (JEANNEL, 1937) y su origen puede estar vinculado con el surco que se observa en otros Anillini a la altura del 9º poro setífero umbilicado (GIACHINO & VILATI, 2011). El **clado 2 - silvanoides** se caracteriza por la ausencia de estructuras en el ápice elitral, aparte de los mencionados denticulos apicales.

Todos los demás clados comparten y se caracterizan por la presencia de **raíl** (Fig. 35, Capítulo 3, Lámina IV, Apéndice II.V). Este pliegue de la superficie interna de los élitros ha sido interpretado hasta ahora como un surco de la superficie dorsal de los élitros. La

aparición de raíl se puede asociar a la “regresión” del ápice élitral de la teoría de JEANNE (1973) y se da en especies que muestran el conjunto de características que se han interpretado como reflejo de una mayor adaptación al medio endógeo (ZABALLOS, 1989b). Esta estructura no se ha descrito en otros Anillini, pero en *Anillinus petrioli* Magrini, 2014 (Fig. 12 en MAGRINI, 2014), *Geocharidius minimus* Sokolov & Kavanaugh, 2014 y *G. jalapensis* Sokolov & Kavanaugh, 2014 (Fig. 3 en SOKOLOV & KAVANAUGH, 2014), y *Geocharis iborensis* Zaballos, 1990, *G. julianae* Zaballos, 1989 y *G. sp.* (Figs. 1 en ZABALLOS, 1989a, 1990; PÉREZ-GONZÁLEZ, *pers. obs.*) se aprecian estructuras en la zona apical muy semejantes al raíl de *Typhlocharis*. No se dispone de datos suficientes para confirmar si estas estructuras están relacionadas o son convergencias.

Las **patas** son muy proclives a desarrollar estructuras homoplásicas y los ornamentos como dientes, tubérculos y angulosidades en fémures y tibias están muy extendidos en el grupo. En otros Anillini también aparecen con frecuencia (ej. dentículos femorales en *Serratotyphlyus*, *Anillinus* y *Geocharis*, tubérculos y rugosidades en la cara interna de los fémures en *Anillinus*, o dentículos tibiales en *Geocharis*; ZABALLOS, 1990; SOKOLOV *et al.*, 2004; GIACHINO, 2008; SERRANO & AGUIAR, 2012), lo que sugiere una predisposición del grupo a formar este tipo de ornamentos. Casos como la forma de los profémures, las mesotibias o las metatibias, tienen cierta señal filogenética como estados de carácter propios de determinados clados.

Algunas de las estructuras que muestran mejor señal filogenética presentan dimorfismo sexual y pueden indicar diferencias en los comportamientos de cortejo y cópula en distintos clados. Los pelos tibiales largos de los machos pueden actuar como mecanismos sensoriales para asegurar la posición durante la cópula y se han desarrollado dos tipos de manera independiente. La presencia de un pelo mesotibial largo y curvo es constante en todas las especies del **clado 1- *algarvensis***. En el **clado 8 - *belenae*** el pelo largo se desarrolla en las mesotibias y aparece correlacionado con la presencia del espolón metatibial. Este último clado también modifica fuertemente la forma de los metatrocánteres y parece que estas adaptaciones en las patas de los machos se correlacionan con la presencia de fosetas abdominales en las hembras (ZABALLOS *et al.*, *in press*).

Finalmente, la condición tetrámera se ha utilizado como herramienta taxonómica en la definición del **grupo *quadridentata*** (PÉREZ-GONZÁLEZ & ZABALLOS, 2013c). La reducción del número de tarsómeros se asocia al acortamiento de las extremidades y disminución de tamaño en coleópteros endógeos (COIFFAIT, 1958), un fenómeno bien conocido en otros grupos como Curculionidae (GREBENNIKOV, 2010) y Staphylinidae (JEANNEL, 1950; PACE, 1996). En Anillini, todos los casos confirmados de tetramería estricta (en *Pseudanillus*, *Stylulus*, *Anillotarsus* y *Argiloborus*) corresponden a especies muy pequeñas (0,9-1,1 mm). *Typhlocharis* cumple esta tendencia y los resultados confirman que este rasgo es propio del **clado 5 - *quadridentata*** (Lámina X, Apéndice II.V), caracterizado por su tendencia a una extrema reducción de tamaño corporal.

Estructuras abdominales

Entre las estructuras abdominales son herramientas taxonómicas útiles el espacio intercoxal, los tubérculos de los machos y las fosetas ventrales (ZABALLOS & PÉREZ-GONZÁLEZ, 2011a; PÉREZ-GONZÁLEZ & ZABALLOS, 2012; ZABALLOS *et al.*, *in press*), y los resultados muestran cierto nivel de señal taxonómica (Láminas VII-VIII, Apéndice II.V).

Sin embargo, la estructura con mayor potencial ha resultado ser el **último ventrito**. Tanto el cinturón abdominal, como la presencia de muescas laterales y la quetotaxia del

margen posterior tienen una señal filogenética muy buena, que resume las relaciones obtenidas entre los clados (Lámina VII, Apéndice II.V).

El **cinturón abdominal** no se conoce en otros Anillini (PÉREZ-GONZÁLEZ, *pers. obs.* en *Anillinus*, *Geocharis* y *Pseudanillus*) y falta en todas las especies del **clado 1 – *algarvensis***. Excepto en *T. fancelloi* (donde las escamas del cinturón casi no se diferencian de la microrreticulación del ventrito) y en algunas especies de los **clados 2 – *silvanoides* y 5 – *quadridentata*** (donde el margen posterior es irregular), el cinturón es una estructura bastante uniforme. Estos resultados contradicen la conclusión de SERRANO & AGUIAR (2014), que consideran que esta estructura carece de un sentido filogenético. Su función es desconocida, pero su presencia o ausencia puede estar correlacionada con diferencias mecánicas en los movimientos de invaginación/evaginación del último ventrito (SERRANO & AGUIAR, 2014).

La **quetotaxia del último ventrito** y la presencia de **muecas laterales** están muy relacionadas (PÉREZ-GONZÁLEZ & ZABALLOS, 2012) y dan la misma información (Lámina VII, Apéndice II.V). En los **clados 1 – *algarvensis* y 2 – *silvanoides*** no hay dimorfismo sexual en el patrón de las setas largas, aunque cada uno tiene un patrón propio (ver Fig. 50, Capítulo 3 y Lámina VII, Apéndice II.V) y el margen posterior es continuo, sin muecas laterales. En los **clados 3 – *diecki*, 4 – *gomezi*, 5 – *quadridentata*, 6 – *outereloi*, 7 – *monastica* y 8 – *belenae*** el patrón de setas largas tiene un claro dimorfismo sexual y hay muecas laterales en el margen posterior.

Los resultados también confirman la correlación, sugerida ya por PÉREZ-GONZÁLEZ & ZABALLOS, (2012), entre la presencia de raíl y las muecas laterales en el último ventrito. Ambas estructuras encajan físicamente, permitiendo una sujeción entre el abdomen y los élitros, a la vez que se mantiene la capacidad de invaginar/evaginar los ventritos (ver Fig. 48, Capítulo 3). Esta capacidad de cerrar firmemente la cavidad abdominal y aislarla del exterior puede estar relacionada con la necesidad de resistir cambios bruscos de humedad ambiental. En posición cerrada, se genera una cámara entre los élitros y la zona dorsal del abdomen (membranosa) que puede almacenar aire o agua para facilitar el intercambio gaseoso o la absorción de humedad. Los poros elitrales pueden estar implicados en estos procesos, comunicando el dorso de los élitros con dicha cámara (Fig. 38, Capítulo 3) y, precisamente, las especies del **clado 8 – *belenae*** (con raíl) presentan los poros más grandes y estructurados del grupo. Al igual que en el caso del raíl, esta estructura no se ha descrito antes en Anillini, pero en *Geocharidius integripennis* (Bates, 1882), *G. minimus* Sokolov & Kavanaugh, 2014 y *G. jalapensis* Sokolov & Kavanaugh, 2014 (Fig. 2 en VIGNA-TAGLIANTII, 1973; Fig. 3 en SOKOLOV & KAVANAUGH, 2014), *Honduranillus balli* (Fig. 4 en ZABALLOS, 1997) y *Geocharis* sp. (PÉREZ-GONZÁLEZ, *pers. obs.*) se aprecian hendiduras en los laterales del último ventrito muy similares a las muecas de *Typhlocharis*. Al menos en *Geocharidius* y *Geocharis* estas hendiduras se correlacionan con un surco tipo raíl, lo que sugiere que este tipo de mecanismo de cierre no es exclusivo de *Typhlocharis*.

Estructuras genitales

El **edeago** se muestra como una estructura de complejidad sutil, con la morfología general falciforme habitual en Anillini (JEANNEL, 1937; 1963), sobre la que aparecen variantes que manifiestan una clara señal filogenética. Los diversos caracteres considerados son coherentes entre sí y con la organización de los clados y es una estructura muy informativa.

Una de las variaciones más características se produce en el **clado 1 – *algarvensis***, con una clara tendencia a edeagos robustos y aparición de crestas laterales en la zona distal

(un rasgo que no se encuentra en especies de ningún otro clado). El **clado 8 - *belenae*** también presenta una morfología distintiva, falciforme y curvada. La forma recurvada parece haberse adquirido de forma independiente en al menos dos ocasiones, en *T. santschii* y en diversas especies del **clado 4 - *hiekei***, donde es el modelo más extendido.

Las autapomorfías en el edeago no son raras. Varias especies tienen características únicas, bien en la forma general (*T. fancelloi*, *T. paulinoi*) o en la configuración apical (*T. paulinoi*, *T. hiekei*, *T. atienzai*). Hay que destacar que todas estas especies coexisten con otros *Typhlocharis* o viven en zonas con varias especies en un rango de pocos kilómetros (ZABALLOS & FARINÓS, 1998; MAGRINI, 2000; SERRANO & AGUIAR, 2006b), lo que sugiere que estas morfologías exclusivas actúan como mecanismos de aislamiento reproductor.

Los parámeros son mucho más conservativos que el edeago y, exceptuando la tendencia al alargamiento del parámero izquierdo en el **clado 6 - *outereloi*** y la diferenciación extrema de las setas distales en el **clado 1 - *algarvensis***, se mantienen prácticamente inalterados en todo el grupo.

Sobre la genitalia femenina, además de lo expuesto sobre los gonocoxitos, hay que considerar los gonosubcoxitos, el complejo espermatecal y las apófisis laterales del terguito VIII.

Los gonosubcoxitos tienen una fuerte señal filogenética (Lámina XI, Apéndice II.V). Los gonosubcoxitos subtriangulares, con margen superior agudo son los más extendidos en *Typhlocharis* y parece tratarse del estado plesiomórfico. En el **clado 2 - *silvanoides*** son ovoides y con el margen redondeado. En el **clado 5 - *quadridentata*** hay varios modelos de gonosubcoxito y, aparte de formas triangulares, hay gonosubcoxitos claramente redondeados y gonosubcoxitos con margen “abierto”, que probablemente indican una pérdida de esclerotización hasta el punto de que el margen anterior ya no es perceptible. En el **clado 6 - *outereloi*** se caracterizan por la presencia de una proyección vermiforme. Curiosamente, en este clado hay especies con gonoxitos tubulares y unguiformes y, en las especies con gonocoxitos unguiformes (*T. josabelae*, *T. toletana* y afines) la forma distal del gonosubcoxito se acorta y se recurva, robusteciéndose. Los gonosubcoxitos subtriangulares de *T. monastica* y *T. peregrina* (con gonocoxitos unguiformes) son significativamente más cortos y robustos que en las especies con gonocoxitos tubulares. Este reforzamiento es coherente con la hipótesis de un uso activo, excavador, de los gonocoxitos unguiformes y es probable que permita ejercer más fuerza, ya que gonocoxitos y gonosubcoxitos están articulados.

El complejo espermatecal es muy plástico, pero hay determinadas configuraciones asociadas a clados concretos, como la posesión de conductos muy largos y espermatecas subcilíndricas propia del **clado 8 - *belenae*** (Láminas XI-XII, Apéndice II.V). La variabilidad en las espermatecas puede agruparse en dos grandes categorías: espermatecas esferoides y derivadas (turgentes, irregulares y ovoides) y espermatecas subcilíndricas y afines (formas en reloj de arena, cacahuete, subcilíndricas cortas y subcilíndricas largas). Las espermatecas esferoides parecen ser plesiomórficas en el grupo y son predominantes (Lámina XII, Apéndice II.V). Las espermatecas subcilíndricas parecen una morfología derivada propia de los **clados 7 - *monastica*** y **8 - *belenae***, pero con convergencias esporádicas en especies de los **clados 1 - *algarvensis***, **2 - *silvanoides***, **3 - *diecki*** y **5 - *quadridentata***. La función de la espermateca es retener el esperma tras la cópula (SCHULER, 1960), pero se desconoce qué factores influyen en los cambios morfológicos observados.

La variabilidad en las apófisis laterales del terguito VIII nunca se había considerado antes y, sorprendentemente, refleja señal filogenética. Los **clados 1 - *algarvensis*** y **2 - *silvanoides*** tienen apófisis muy homogéneas, largas y esbeltas, mientras que el conjunto

de los demás clados desarrolla una gran plasticidad y prácticamente cada clado presenta unas tendencias concretas (Lámina XII, Apéndice II.V.).

Finalmente, hay que señalar que existen especies con morfología muy semejante en las que sólo uno de los sexos desarrolla características diferenciadoras. Por ejemplo, los machos de *Typhlocharis* sp. 15 *aff. gonzaloi* y *T.* sp. 16 *aff. toletana* son muy difíciles de distinguir y la forma del edeago es prácticamente idéntica, mientras que las hembras tienen gonocoxitos tubulares y unguiformes respectivamente. O en el caso contrario, las hembras de *T. wrasei* y *T. hiekei* son prácticamente indistinguibles, mientras que el edeago de los machos es completamente diferente. Es decir, no parece existir ninguna correlación morfológica directa entre los cambios que se han producido en las estructuras genitales masculinas y los que se han producido en las femeninas.

6.4. NUEVA PROPUESTA TAXONÓMICA

En resumen, *Typhlocharis* es, a pesar de su diseño corporal tan singular y conservado, un taxón complejo con una amplia diversidad morfológica. Esta diversidad interna aparece estructurada filogenéticamente y, entre los resultados más relevantes de los análisis, está la consistencia del **clado 1 - *algarvensis***, el **clado 8 - *belenae*** y la agrupación de los **clados 3, 4, 5, 6, 7 y 8** en un gran linaje.

Algunas de las apomorfías asociadas a estos clados (Fig. 129, Capítulo 5) afectan a caracteres que, en otros Anillini, han sido motivo diferenciador a nivel de género (e.g. JEANNEL, 1963; BARR, 1995; GIACHINO, 2005, 2008; PAVESI, 2010; GIACHINO & VAILATI, 2011; SOKOLOV & CARLTON, 2012; SOKOLOV, 2013). La forma del pronoto, el ápice de los élitros, el cinturón abdominal o la forma y quetotaxia del último ventrito caracterizan a los clados y nos permiten reestructurar la sistemática interna del grupo según criterios filogenéticos. Además, la actual propuesta filogenética de Anillini (ANDÚJAR *et al.*, 2016) sugiere que *Typhlocharis* constituye un linaje bien diferenciado morfológica y evolutivamente dentro de Anillini.

En base a esto se propone la revalidación de la subtribu Typhlocharina Jeanne, 1973 como entidad distintiva dentro de la tribu Anillini Jeannel, 1937, y se propone la escisión de *Typhlocharis sensu* Dieck, 1869 en tres géneros bien diferenciados: ***Lusotyphlus* gen. nov.** - para las especies del **clado 1 - *algarvensis*** - ; ***Typhlocharis* comb. nov.** - para las especies del **clado 2 - *silvanoides*** - y ***Microcharidius* comb. nov.** - para las especies de los **clados 3, 4, 5, 6, 7 y 8** - (Tabla 3).

Los tres capítulos siguientes se dedicarán a cada género, definiendo su diagnosis, exponiendo las afinidades entre sus especies y ofreciendo claves de identificación para las especies descritas.

Familia CARABIDAE Latreille, 1802

Subfamilia TRECHINAE Bonelli, 1810

Tribu ANILLINI Jeannel, 1937

Subtribu TYPHLOCHARINA Jeanne, 1973

Género *Lusotyphlus* gen. nov.

- L. algarvensis* (Coiffait, 1969)
L. sarrius (Serrano & Aguiar, 2001)
L. lunai (Serrano & Aguiar, 2006)
L. carinatus (Serrano & Aguiar, 2006)
L. paulinoi (Serrano & Aguiar, 2006)

Género *Typhlocharis* comb. nov.

- T. silvanoides* Dieck, 1869
T. deferreri Zaballos & Pérez-González, 2011
T. armata Coiffait, 1969
T. martini Andújar, Lencina & Serrano, 2008
T. besucheti Vigna-Taglianti, 1972
T. laurentii Magrini, 2000
T. gomesalvesae Serrano & Aguiar, 2002 (enm.)
T. singularis Serrano & Aguiar, 2000
T. quarta Pérez-González & Zaballos, 2013
T. baetica Ehlers, 1883
T. tertia Pérez-González & Zaballos, 2013
T. aguirrei Zaballos & Banda, 2001
T. matiasi Zaballos & Banda, 2001
T. mixta Pérez-González & Zaballos, 2013
T. acutangula Pérez-González, Zaballos & Ghannem, 2013
T. secunda Pérez-González, Zaballos & Ghannem, 2013
T. pacensis Zaballos & Jeanne, 1987
T. furnayulensis Zaballos & Banda, 2001
T. millenaria Zaballos & Banda, 2001
T. prima Pérez-González & Zaballos, 2013
T. fancelloi Magrini, 2000
T. coenobita **sp.n.**

Género *Microcharidius* comb. nov.

- M. diecki* (Ehlers, 1883)
M. santschii (Normand, 1915)
M. rochapiteae (Serrano & Aguiar, 2008) (enm.)

- M. outerelei* (Novoa, 1978)
M. bazi (Ortuño, 2000)
M. gonzaloi (Ortuño, 2005)
M. toletanus (Lencina & Andújar, 2010)
M. josabelae (Ortuño & Gilgado, 2011)

- M. monasticus* (Zaballos & Wrase, 1998)
M. peregrinus (Zaballos & Wrase, 1998)
M. navaricus (Zaballos & Wrase, 1998)

- M. gomezi* (Zaballos, 1991)
M. wrasei (Zaballos & Farinós, 1995)
M. hieki (Zaballos & Farinós, 1995)
M. passosi (Serrano & Aguiar, 2005)
M. fozcoaensis (Serrano & Aguiar, 2005)
M. bivari (Serrano & Aguiar, 2006)
M. zaballosi (Serrano & Aguiar, 2014)

- M. quadridentatus* Coiffait, 1969
M. baeticus (Pérez-González & Zaballos, 2013)
M. crespai (Serrano & Aguiar, 2008)
M. scrofa (Pérez-González & Zaballos, 2013)
M. tetramerus (Pérez-González & Zaballos, 2013)
M. daemoniacus **sp.n.**

- M. belenae* (Zaballos, 1983)
M. portilloi (Zaballos, 1991)
M. carmenae (Zaballos & Ruíz-Tapiador, 1995)
M. farinosae (Zaballos & Ruíz-Tapiador, 1997)
M. toribioi (Ortuño, 1988)
M. estrellae (Zaballos & Ruíz-Tapiador, 1997)
M. jeannei (Zaballos, 1989)
M. intermedius (Zaballos, 1986)
M. atienzai (Zaballos & Ruíz-Tapiador, 1997)
M. bullaquensis (Zaballos & Ruíz-Tapiador, 1997)
M. elenae (Serrano & Aguiar, 2002)
M. carpetanus (Zaballos, 1989)
M. amara **sp.n.**

Incertae sedis

- T. simoni* Ganglbauer, 1900

Tabla 3. Nueva propuesta de la sistemática interna de las especies descritas de Typhlocharina, en base a los resultados de este trabajo. La nomenclatura de las especies se ha ajustado teniendo en cuenta los siguientes casos: 1) *Lusotyphlus* **gen. nov.** y *Microcharidius* **comb. nov.** se consideran nombres masculinos y por lo tanto los epítetos específicos pasan a género masculino, exceptuando *M. scrofa* y *M. amara* **sp. n.** que se establecen como nombres en aposición y mantienen su declinación original. 2) Enmiendas: *T. gomesalvesi* y *M. rochapitei* son ahora *T. gomesalvesae* y *M. rochapiteae*, ya que en ambos casos son especies dedicadas a una mujer.

6.5. CLAVE DE IDENTIFICACIÓN DE GÉNEROS

1. Último ventrito sin muescas laterales en el margen posterior (Fig. 131: 1b). La carena asociada a la 7ª estría de los élitros no alcanza el margen apical (Fig. 131: 1a) 2
- Último ventrito con un par de muescas laterales en el margen posterior (Fig. 131: 2d). La carena asociada a la 7ª estría de los élitros alcanza el margen apical, formando dos surcos apreciables por transparencia (raíl) (Fig. 131: 2c) *Microcharidius* **comb. nov.** (pg. 347)
2. Sin cinturón abdominal (Fig. 131: 3) *Lusotyphlus* **gen. nov.** (pg. 335)
- Con cinturón abdominal (Fig. 131: 4) *Typhlocharis* **comb. nov.** (pg. 339)

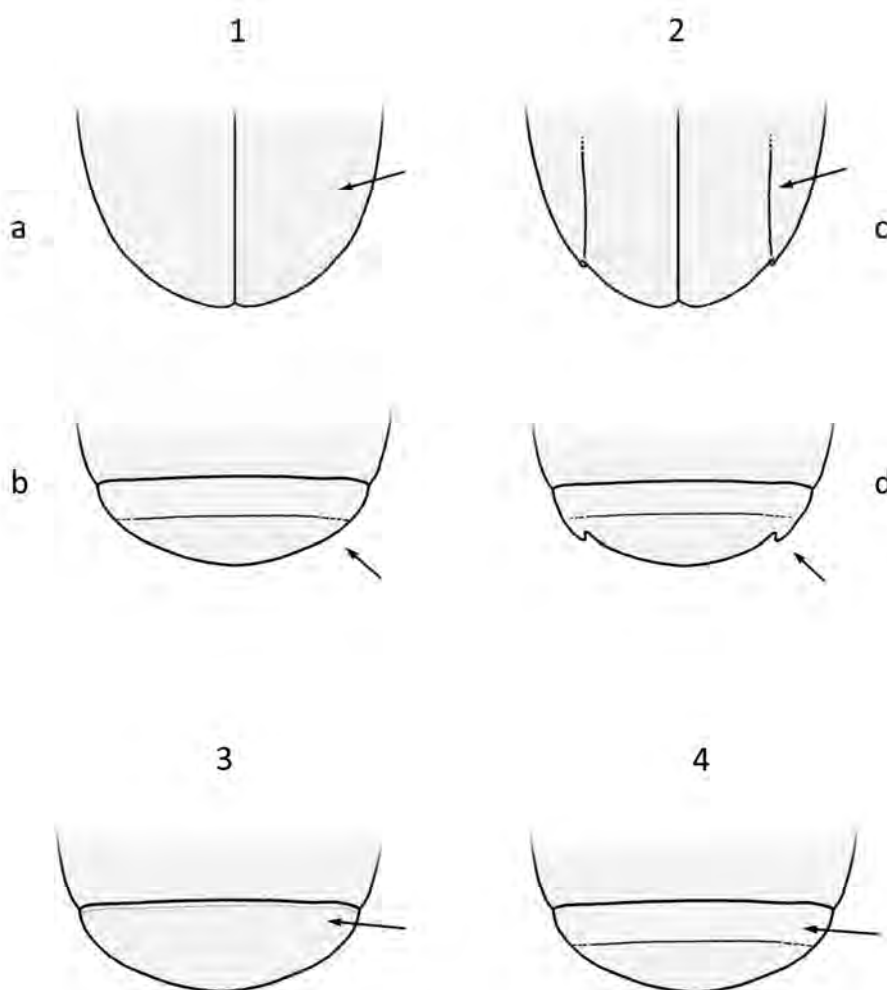
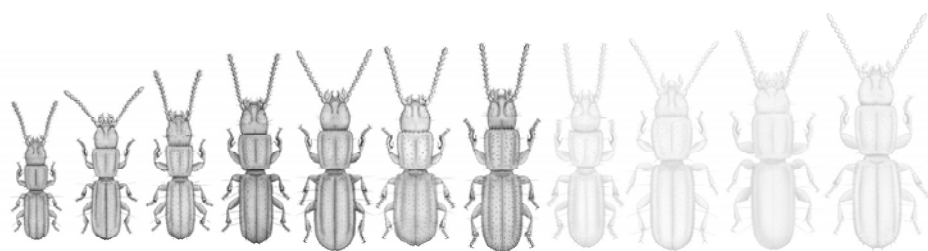


Fig 131. 1.- Ápice elitral (a) y último ventrito (b) de *T. silvanoides*. Flechas indicando la carena de la 7ª estría sin raíl y el margen posterior sin muesca. 2.- Ápice elitral (c) y último ventrito (d) de *M. diecki*. Flechas indicando la carena de la 7ª estría con raíl y el margen posterior con muesca. 3.- Último ventrito de *L. algarvensis* (sin cinturón). 4.- Último ventrito de *T. silvanoides* (con cinturón).

7



Lusotypplus gen. nov.

Lusotypplus gen. nov.

Especie tipo: *Lusotypplus algarvensis* comb. nov. (Coiffait, 1969)

Diagnosis:

Anillini de 1,4 mm a 2,9 mm de longitud, anoftalmo, de cuerpo subparalelo con tegumento microrreticulado y pubescencia dispersa. Vértex con *pars stridens*. Antenas moniliformes, con antenómeros ovoides y un patrón variable de *sensilla coeloconica* en el último antenómero, siempre con cinco o más sensilas. Mandíbulas grandes y curvadas. Gula ancha. Pronoto subcuadrado, con márgenes laterales suavemente arqueados y margen posterior sinuoso. Apófisis prosternal en forma de lengüeta. Élitros sin setas escutelares, con tres o cuatro pares de setas discales y uno o dos pares de setas subapicales largas. Zona apical de los élitros en arco, con luneta apical, sin dentículos o con dentículos suturales, frecuentemente con microdentículos. Patas esbeltas, con un pelo mesotibial largo en los machos. Último ventrito abdominal sin cinturón, con el margen posterior continuo, sin muescas laterales y con un patrón de quetotaxia tipo **m-m-s-s-l-s-m/m-s-l-s-s-m-m**. Genitalia masculina con edeago robusto y suavemente arqueado, con crestas o solapas en la zona distal, las piezas del endofalo se organizan en un dibujo con forma de cabeza de flecha. Las dos setas distales de los parámeros son asimétricas, de manera mucho más acusada en el parámero izquierdo, donde la seta inferior es muy larga, en forma de sable. Genitalia femenina con gonocoxitos tubulares largos y arqueados, sin seta lateral; gonosubcoxitos subtriangulares y apófisis del terguito VIII largas y finas.

Etimología: *Luso-* prefijo referente a Lusitania, nombre latino de Portugal, donde se han descubierto todas las especies de este género que se conocen, y *-typhlus*, de la raíz griega – τυφλός (“*typhlós*”) – ciego, un sufijo comúnmente utilizado en la nomenclatura de la tribu Anillini. Se considera nombre masculino.

Lusotypplus **gen. nov.** incluye 5 especies (Fig. 132, 133, Tabla 3, Capítulo 6). La creación del género está bien justificada por su identidad morfológica, con rasgos muy característicos, como la luneta apical de los élitros o la ausencia de cinturón abdominal, que permiten distinguirlo inequívocamente de otros Typhlocharina. Su origen parece remontarse al Eoceno (Fig. 126, Capítulo 5) y todas sus especies se han descrito en Portugal (COIFFAIT, 1970; SERRANO & AGUIAR, 2001, 2006a, b; ZABALLOS & PÉREZ-GONZÁLEZ, 2010a).

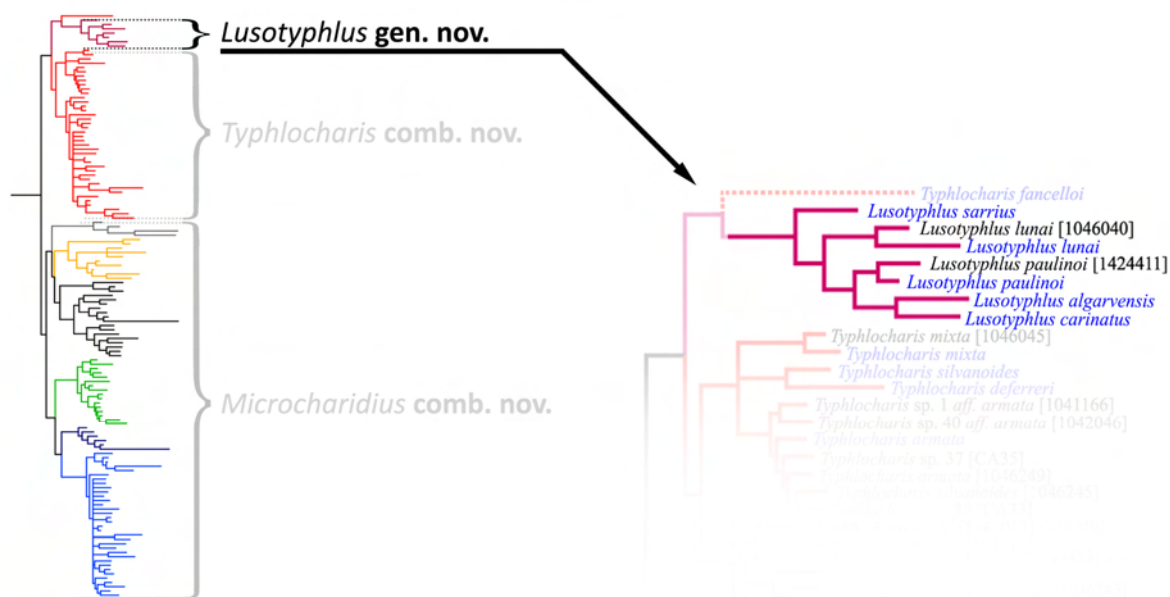


Fig. 132. Posición de *Lusotyphlus* **gen. nov.** en la subtribu Typhlocharina. Se representa el árbol BI de evidencia total (Fig. 128).

Se han establecido relaciones entre algunas de las especies del género en base a diferentes caracteres como el ápice de los élitros sinuoso (= luneta apical) (SERRANO & AGUIAR, 2001, 2006b), las setas en forma de sable de los parámetros (SERRANO & AGUIAR, 2006b; ZABALLOS & PÉREZ-GONZÁLEZ, 2010a) o la presencia del pelo mesotibial en los machos (SERRANO & AGUIAR, 2006a; ZABALLOS & PÉREZ-GONZÁLEZ, 2010a). Estas interpretaciones se ven apoyadas por los resultados obtenidos y ahora sabemos que estos caracteres son propios de todo el género.

Dentro de Typhlocharina destaca por su gran tamaño y robustez (incluye a *L. carinatus*, el Typhlocharina más grande que se conoce), con cuerpos menos paralelos y con patas más largas y esbeltas (Fig. 133). Varios autores mencionan que estas especies tienen un tegumento brillante distintivo (SERRANO & AGUIAR, 2006; COIFFAIT, 1970), aunque las observaciones con microscopía óptica no muestran diferencias significativas en la microescultura respecto a otros Typhlocharina.

La mayoría de las especies (ej. *L. carinatus*) tienen mandíbulas hipertrofiadas que resultan muy características (ver Fig. 27, Capítulo 3). Están igualmente desarrolladas en machos y hembras, y su forma sugiere un papel activo como depredador, igual que sucede en otros Anillini como *Geocharis* (ZABALLOS, 1990).

La luneta apical de los élitros parece ser homóloga al surco apical de otros Anillini (GIACHINO & VAILATI, 2011), una impresión reforzada por el aspecto general de los élitros y la amplia serie umbilicada.

En *Lusotyphlus* **gen. nov.** hay dimorfismo sexual moderado, que se expresa fundamentalmente en las patas y los ventritos abdominales. El pelo mesotibial característico de los machos del género parece encajar en la foseta metaepisternal, que está bien desarrollada en las hembras de todas las especies. Además, los machos de *L. carinatus* y *L. lunai* desarrollan un tipo de denticulo en los profémures con una forma que no aparece en ningún otro Typhlocharina (ver Fig. 43 F 4, Capítulo 3) y los machos de *L. carinatus* tienen una carena ventral. Se ha descrito una estructura similar en las hembras de *L. lunai*, (SERRANO & AGUIAR, 2006a) pero ha podido confirmarse que se trata de una anomalía del ejemplar fotografiado en SEM y no de una característica de la especie.

La genitalia también es distintiva. La forma del edeago y las setas en forma de sable de los parámetros recuerdan al género *Anillus* (JEANNEL, 1963; SERRANO & AGUIAR, 2006b) y no tienen el mismo grado de asimetría en todas las especies (ver Capítulo 4).

Por lo que se refiere a las relaciones internas de este género, la filogenia no es concluyente, si bien es posible establecer afinidades morfológicas entre sus especies. *L. sarrius* puede considerarse como la especie más basal del género. No presenta las tendencias morfológicas del grupo tan exageradas como en el resto de especies y, particularmente, el edeago de *L. sarrius* (Fig. 95, Capítulo 4) es el más semejante al modelo falciforme generalizado en Typhlocharina. *L. carinatus* y *L. lunai* se parecen mucho y comparten, además de la presencia de dentículos en los profémures de los machos, el ápice ancho del edeago y la presencia de foseas ventrales en el primer ventrito de las hembras, que no se dan en ninguna de las otras especies del género. *L. lunai* es la única especie en la que el patrón de serie umbilicada se reduce de 4+4 a 4+3. Las afinidades de *L. paulinoi* y *L. algarvensis* no están tan claras, ya que ambas especies tienen una morfología bastante estándar dentro del género. *L. paulinoi* es inconfundible por la diferenciación de su edeago, pero el patrón de setas disciales es muy afín al de *L. carinatus*. *L. algarvensis* tiene el mismo tipo de setas disciales que *L. lunai* y *L. sarrius* y el ápice estrecho de su edeago recuerda también al de *L. sarrius*.

Lusotyphlus gen. nov. parece retener una serie de caracteres morfológicos habituales en otros Anillini que han desaparecido o se han modificado en otros Typhlocharina. Según los criterios de JEANNE (1963) y ZABALLOS (1989b), este género representaría un estado plesiomórfico en Typhlocharina.

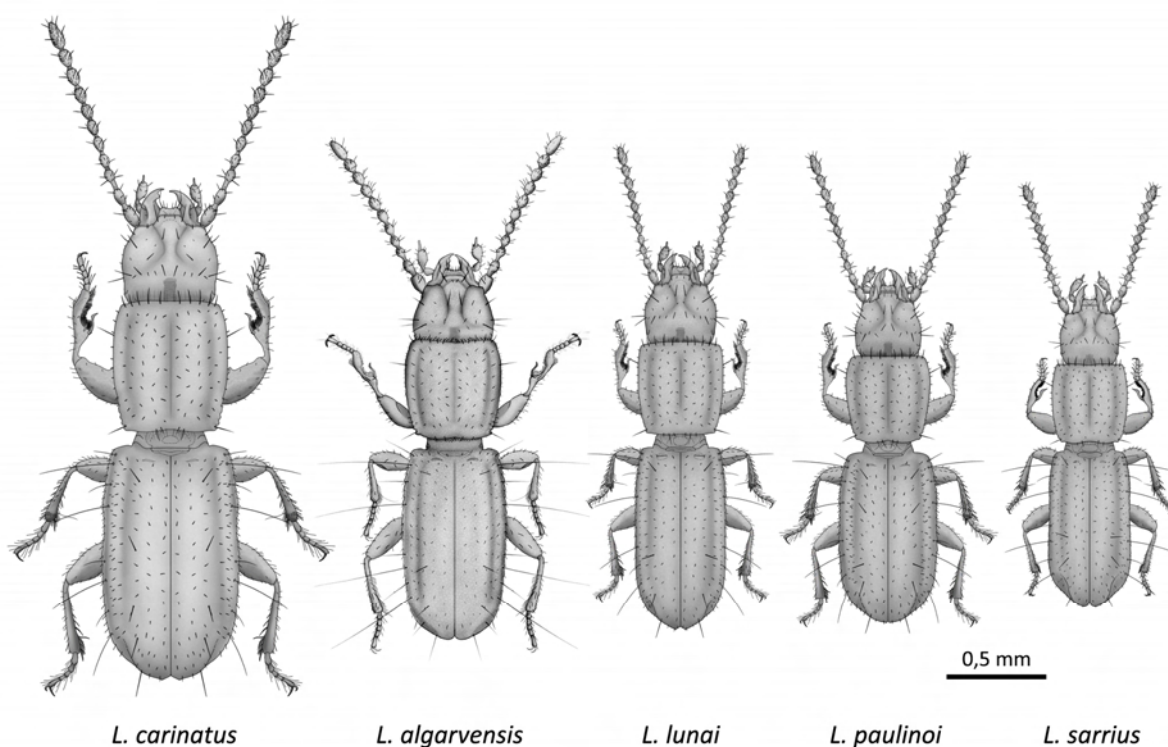


Fig. 133. Comparativa de las especies descritas de *Lusotyphlus* gen. nov. Escala: 0,5 mm.

7.1. CLAVE DE IDENTIFICACIÓN DE *Lusotyphlus* gen. nov.

1. Élitros con serie umbilicada 4+4 (Fig. 134: 1) 2
 - Élitros con serie umbilicada 4+3 (Fig. 134: 2) *L. lunai* (Serrano & Aguiar, 2006) (pág. 233).
2. Élitros con tres pares de setas discales. Mandíbulas no hipertrofiadas (Fig. 134: 2, 4)..... 3
 - Élitros con cuatro pares de setas discales. Mandíbulas notablemente hipertrofiadas, curvas (Fig. 134: 1, 3) 4
3. Patrón de *sensilla coeloconica* con 4 anteriores y 1 posterior en el último antenómero (Fig. 134: 5). Lóbulo medio de la lígula muy prominente (Fig. 134: 8). Longitud 1,4-1,8 mm..... *L. sarrius* (Serrano & Aguiar, 2001) (pág. 205).
 - Patrón de 6 *sensilla coeloconica* en el último antenómero, en forma de “t” invertida (Fig. 134: 6). Lóbulo medio de la lígula curvado, no especialmente prominente (Fig. 134: 7). Longitud 1,4-2 mm *L. algarvensis* (Coiffait, 1969) (pág. 112).
4. Machos con un fuerte dentículo en el margen interno de los profémures (Fig. 134: 9) y una carena longitudinal media en el primer ventrito (Fig. 134: 11). Hembras con un par de fosetas ventrales leves. Gran tamaño. Longitud 2,2-2,9 mm *L. carinatus* (Serrano & Aguiar, 2006) (pág. 223).
 - Machos sin diente en los profémures (Fig. 134: 10) ni carena ventral. Ápice del édeago único (Fig. 134: 12). Hembras sin fosetas ventrales. Longitud 1,4-1,6 mm *L. paulinoi* (Serrano & Aguiar, 2006) (pág. 226).

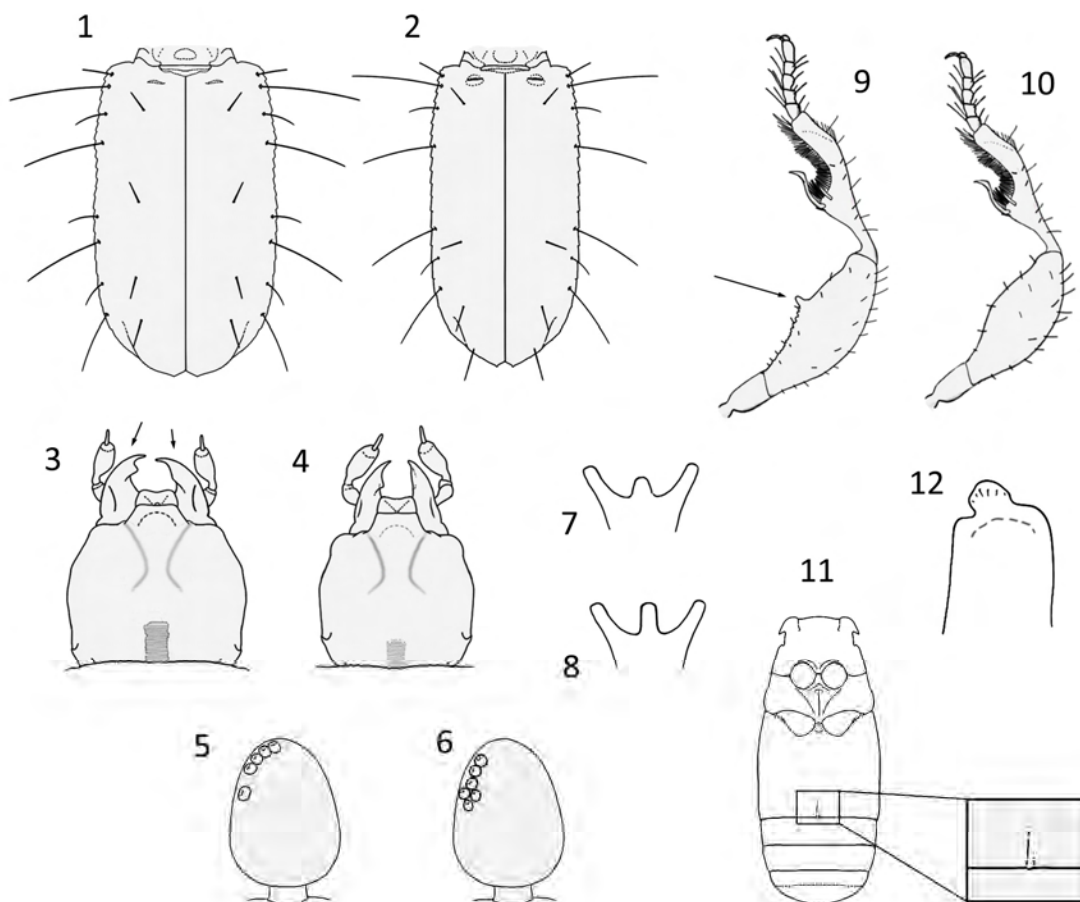
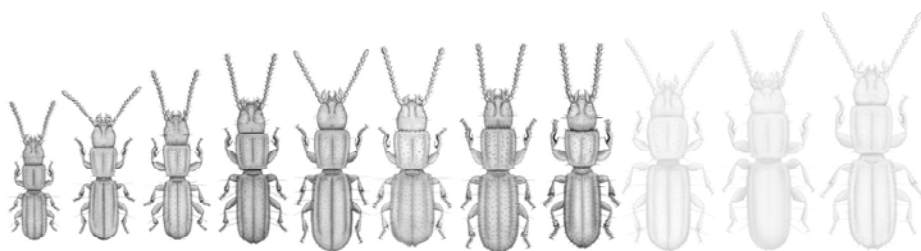


Fig 134. 1.- Élitros de *L. carinatus*. 2.- Élitros de *L. lunai*. 3.- Cabeza de *L. carinatus*. 4.- Cabeza de *L. sarrius*. 5.- Último antenómero de *L. sarrius*. 6.- Último antenómero de *L. algarvensis*. 7.- Lígula de *L. algarvensis*. 8.- Lígula de *L. sarrius*. 9.- Pata protorácica de *L. carinatus*. 10.- Pata protorácica de *L. paulinoi*. 11.- Abdomen de *L. carinatus* macho, con detalle de la carena ventral. 12.- Ápice del édeago de *L. paulinoi*.

8



Typhlocharis **comb. nov.**

Typhlocharis **comb. nov.**

Especie tipo: *Typhlocharis silvanoides* Dieck, 1869

Diagnosis

Anillini de 1,03 mm a 1,8 mm de longitud, anoftalmo, de cuerpo subparalelo con tegumento microrreticulado y pubescencia dispersa. Vértex con *pars stridens*. Antenas moniliformes, de antenómeros subesféricos, con un patrón de *sensilla coeloconica* en el último antenómero formado por 3 sensilas anteriores y 1 posterior. Gula ancha. Pronoto subcuadrado, con márgenes laterales subrectos y margen posterior sinuoso. Élitros con un par de setas escutelares, sin setas discales y con una orla apical de setas cortas o largas, muy raramente con setas apicales o subapicales destacadas. Zona apical de los élitros en arco, con o sin denticulos suturales o supernumerarios. Último ventrito abdominal con cinturón, con el margen posterior continuo, sin muescas laterales y con un patrón de quetotaxia tipo **l-s-s-l-s-s/s-s-l-s-s-l**. Genitalia masculina con edeago falciforme, lámina apical subtriangular roma y piezas del endofalo en forma de varillas irregulares o varillas bifurcadas con una proyección lateral curvada. Genitalia femenina con gonocoxitos tubulares largos, sin seta lateral; gonosubcoxitos con margen superior romo y redondeado y apófisis del terguito VIII finas, alargadas.

Etimología: *Typhlo-*, de la raíz griega – τυφλός (“*typhlós*”) – ciego, y *-charis*, de la raíz griega – χάρις (“*charis*”) – gracia, un sufijo comúnmente utilizado en la nomenclatura de la tribu Anillini. Se considera nombre femenino.

Typhlocharis **comb. nov.** es ahora un género restringido a 22 de las especies descritas (Fig. 135, 136, Tabla 3, Capítulo 6) y en el que se incluyen otras 12 especies potenciales, no descritas, encontradas durante el transcurso de este trabajo. Su origen se remonta al Eoceno (Fig. 126, Capítulo 5) (al igual que *Lusotyphlus* **gen. nov.**, con el que está estrechamente relacionado) y se distribuye en la mitad meridional de la península Ibérica (España y Portugal, 22 especies) y en el norte de África (Marruecos, 2 especies) (DIECK, 1869; EHLERS, 1883; COIFFAIT, 1969; VIGNA-TAGLIANTI, 1972; ZABALLOS & JEANNE, 1969; MAGRINI, 2000; SERRANO & AGUIAR, 2000, 2002; ZABALLOS & BANDA, 2001; ANDÚJAR *et al.*, 2008; ZABALLOS & PÉREZ-GONZÁLEZ, 2010b, 2011a, b; PÉREZ-GONZÁLEZ & ZABALLOS, 2013a; PÉREZ-GONZÁLEZ *et al.*, 2013).

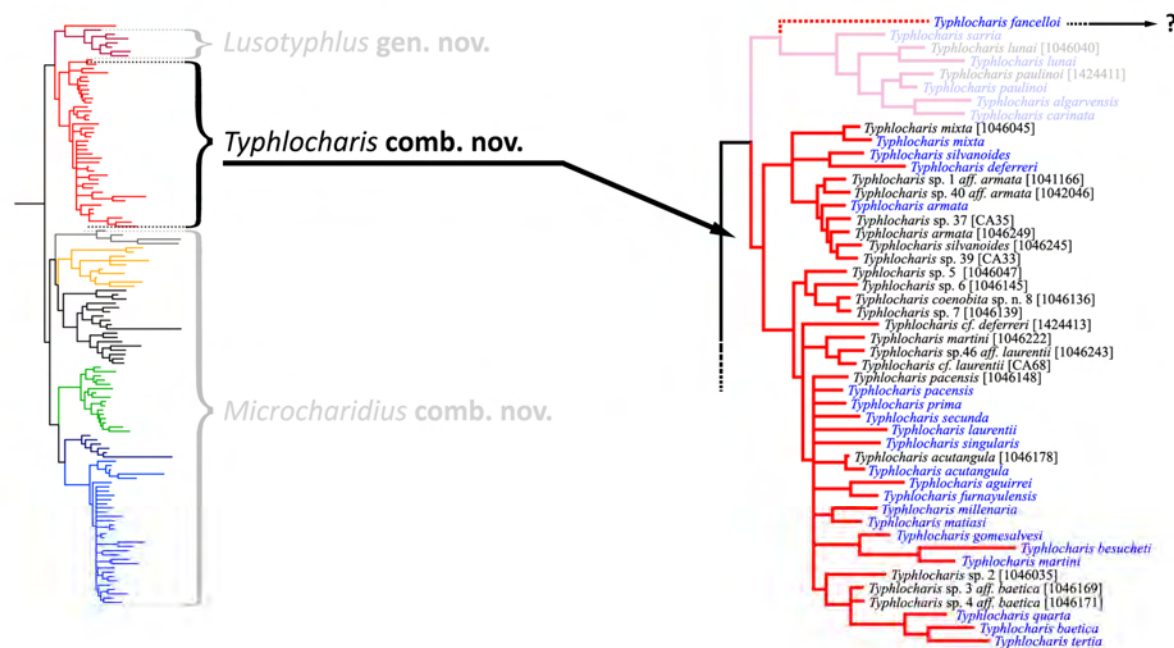


Fig. 135. Posición de *Typhlocharis* **comb. nov.** en la subtribu Typhlocharina. Se representa el árbol BI de evidencia total (Fig. 128).

Hay pocas apomorfías que identifiquen este género de forma evidente, destacando la forma y quetotaxia del último ventrito. La mayor parte de sus rasgos son plesiomorfías (JEANNE, 1973) u homoplasias que se encuentran también en especies de *Lusotyphlus* **gen. nov.** o *Microcharidius* **comb. nov.** Sin embargo, *Typhlocharis* **comb. nov.** es reconocible por la particular combinación de esos rasgos que, en conjunto, resultan característicos del género. La morfología general de sus especies es muy homogénea (Fig. 136).

Las relaciones internas de este género no pueden considerarse bien resueltas con los resultados de los análisis filogenéticos. Sin embargo, los subclados y agrupaciones entre especies, obtenidas de forma recurrente, son coherentes con las afinidades morfológicas observadas.

T. armata, *T. silvanoides* y *T. deferreri* parecen estar estrechamente relacionadas (ZABALLOS & PÉREZ-GONZÁLEZ, 2011a, b). *T. deferreri* se identifica por el tubérculo ventral medial propio de los machos, un rasgo homoplásico que aparece también en varias especies de *Microcharidius* **comb. nov.** (ver Capítulos 3 y 4; Lámina VII, Apéndice II.V). Comparte con *T. armata* y *T. silvanoides* la característica forma angulosa de los fémures, las fosetas ventrales y la forma de las genitalias: edeago, escleritos del endofalo gonocoxitos, espermateca y glandula espermatecal; pero el conducto espermatecal es distinto (ZABALLOS & PÉREZ-GONZÁLEZ, 2011a).

T. armata y *T. silvanoides* son muy similares y comparten, entre otros caracteres, la ausencia de denticulos apicales en los élitros, la forma angulosa de los fémures, las fosetas ventrales y la forma del edeago, de los escleritos del endofalo y de la genitalia femenina (ZABALLOS & PÉREZ-GONZÁLEZ, 2011b). Las nuevas especies potenciales *T. sp. 1 aff. armata*, *T. sp. 37*, *T. sp. 39* y *T. sp. 40 aff. armata* sugieren que *T. armata* y *T. silvanoides* forman parte de un complejo de especies (Fig. 135). *T. sp. 1 aff. armata* y *T. sp. 40 aff. armata* presentan los rasgos mencionados y tienen fuertes afinidades con *T. armata*, con la que comparten, además, una serie umbilicada tipo 4+3. *T. sp. 37* y *T. sp. 39* no han podido estudiarse morfológicamente. La serie umbilicada es la principal diferencia entre *T. armata* y *T. silvanoides* (4+3 y 4+4 respectivamente), pero ya hemos visto que se trata de un carácter inestable y hay casos de variabilidad bien documentados dentro de este

complejo de especies (ver Capítulo 6), lo que dificulta mucho su resolución taxonómica. Además, tanto *T. armata* como *T. silvanoides* son vicariantes con poblaciones a ambos lados del Estrecho de Gibraltar (ZABALLOS & PÉREZ-GONZÁLEZ, 2011b), pero la posibilidad de evolución paralela entre dichas poblaciones (ZABALLOS & PÉREZ-GONZÁLEZ, 2011b), con adquisición independiente de series umbilicadas 4+4 o 4+3, no ha podido contrastarse. Los dos únicos ejemplares secuenciados del norte de África (*T. sp.* 37) se relacionan con *T. armata* y *T. silvanoides* procedentes de Cádiz (ver Fig. I, Apéndice II.IV), pero se desconoce su morfología. Son necesarios más datos para resolver su situación.

T. coenobita **sp.n.**, *T. sp.* 6 y *T. sp.* 7 son muy afines entre sí y se caracterizan por la forma del esclerito anular de la genitalia masculina, la combinación de series umbilicadas 4+3 o 4+2 y un ápice elitral sin dentículos. Estas especies forman un complejo con una combinación de caracteres novedosa en el género y se agrupan formando un clado previamente desconocido (Fig. 135). En él se incluyen diversas poblaciones del sur de Badajoz cuya situación taxonómica definitiva está por resolver. La reducción de la serie umbilicada, la falta de fosetas ventrales, la forma del órgano transversal escutelar y la forma de la espermateca, vinculan a *T. coenobita* **sp.n.** y afines con *T. singularis* y *T. gomesalvesi*, pero éstas últimas se diferencian bien por la presencia de dentículos parasuturales en el ápice elitral.

Los dentículos parasuturales están presentes en algunas especies de *Lusotyphlus* **gen. nov.** y son comunes en *Microcharidius* **comb. nov.** En *Typhlocharis* **comb. nov.** solo están en cinco especies: *T. gomesalvesi*, *T. singularis*, *T. laurentii*, *T. martini* y *T. besucheti* (MAGRINI, 2000; SERRANO & AGUIAR, 2002; ANDÚJAR *et al.*, 2008), en las que tienen un aspecto muy similar y se asocian a la presencia de microdentículos (excepto en *T. gomesalvesi*). Estas especies también comparten otras muchas similitudes como el tipo de órgano transversal escutelar o la estructura de la genitalia masculina y femenina. Destacan las proporciones de la espermateca, siempre compacta y relativamente pequeña para el género. *T. besucheti* y *T. martini* parecen ser especies hermanas (ANDÚJAR *et al.*, 2008) y *T. gomesalvesi* y *T. singularis* son muy próximas geográfica y morfológicamente (SERRANO & AGUIAR, 2002).

Asimismo, estas cinco especies parecen estar estrechamente relacionadas²⁰ con *T. baetica*, *T. pacensis*, *T. aguirrei*, *T. furnayulensis*, *T. matiasi*, *T. millenaria*, *T. prima*, *T. secunda*, *T. tertia*, *T. quarta* y *T. acutangula* (Fig. 135, Fig. 129, Capítulo 5) – todas ellas del **grupo baetica** *sensu* ZABALLOS & RUIZ-TAPIADOR (1997) – con las que comparten la configuración del endofalo, con varillas ramificadas con una proyección lateral curvada, “un patrón general básico del **grupo baetica**” (PÉREZ-GONZÁLEZ & ZABALLOS, 2013a).

Las afinidades entre el conjunto de especies del **grupo baetica** (*sensu* ZABALLOS & RUIZ-TAPIADOR, 1997) han sido ampliamente discutidas (ZABALLOS & BANDA, 2001; PÉREZ-GONZÁLEZ & ZABALLOS, 2013a; PÉREZ-GONZÁLEZ, *et al.*, 2013). Excepto en el caso de *T. tertia* (con tres pares de dentículos grandes y distintivos), los dentículos apicales de los élitros no son útiles para establecer distinciones entre especies, ya que generalmente son dentículos pequeños y variables (entre cuatro y siete pares), con todo tipo de combinaciones posibles (PÉREZ-GONZÁLEZ, *et al.*, 2013).

PÉREZ-GONZÁLEZ & ZABALLOS, (2013a) establecen dos tendencias morfológicas: Por un lado, *T. baetica*, *T. tertia* y *T. quarta*, comparten un aspecto “robusto”, con mayor tamaño medio (entre 1,4-1,7 mm), protuberancias femorales bien marcadas, dentículos posterolaterales del pronoto serrados, dentículos laterales de los élitros muy fuertes o

²⁰ Ya se ha mencionado que la presencia de microdentículos en el ápice de los élitros puede estar relacionada con el desarrollo de los dentículos supernumerarios característicos del **grupo baetica** *sensu* ZABALLOS & RUIZ-TAPIADOR (1997) (ver Capítulos 3 y 6).

ganchudos y series umbilicadas tipo 4+4 y 4+3 (Fig. 136). Estas especies se agrupan de forma consistente en las filogenias morfológicas y de evidencia total junto a *T. sp. 2*, *T. sp. 3 aff. baetica* y *T. sp. 4 aff. baetica* (Fig. 135, Fig. 129, Capítulo 5), en un complejo de especies con estas características. Por otro lado, *T. pacensis*, *T. aguirrei*, *T. millenaria*, *T. furnayulensis*, *T. matiasi*, *T. prima* y *T. secunda* comparten un aspecto “grácil”, con tamaños menores (entre 1,1-1,5 mm), fémures generalmente suaves, sin protuberancias, denticulos posterolaterales del pronoto y denticulos laterales de los élitros leves y series umbilicadas 4+3, 4+2 y 4+1. Estas especies no forman una agrupación clara en las filogenias obtenidas.

T. acutangula combina rasgos de ambos morfotipos. En general es de aspecto grácil, pero tiene protuberancias femorales y un rango de variabilidad que solapa con características propias de las especies “robustas”.

T. mixta supone un caso particular. Comparte la diagnosis de las especies del **grupo baetica** (*sensu* PÉREZ-GONZÁLEZ, *et al.*, 2013) y los denticulos supernumerarios del ápice elitral son del mismo tipo que en las demás especies de este grupo. Sin embargo, la forma de los escleritos del endofalo es distinta al patrón característico en estas especies y los caracteres compartidos que PÉREZ-GONZÁLEZ, *et al.* (2013) utilizan para justificar las afinidades con ellas (forma de la genitalia masculina y femenina, forma de las patas y forma del último ventrito) son comunes a la mayor parte de especies de *Typhlocharis* **comb. nov.** Otros de sus rasgos, como el diente del clípeo, la presencia de un pelo mesotibial corto, los tarsos pseudotetrámeros o la espermateca subcilíndrica son muy inusuales en *Typhlocharis* **comb. nov.**, pero aparecen con frecuencia en especies de *Microcharidius* **comb. nov.**

Los resultados obtenidos no dejan lugar a dudas: los datos moleculares y de evidencia total relacionan siempre a *T. mixta* con *T. armata*, *T. silvanoides* y *T. deferreri*, por lo que concluimos que los rasgos de *T. mixta* son un caso claro de convergencia evolutiva con las especies del **grupo baetica** (*sensu* ZABALLOS & RUIZ-TAPIADOR, 1997).

Sobre *Typhlocharis fancelloi*

Typhlocharis fancelloi es una especie con una morfología singular dentro de Typhlocharina (Fig. 136). Muchos de sus caracteres son únicos, pero también combina rasgos propios de *Lusotyphlus* **gen. nov.** y de *Typhlocharis* **comb. nov.**

En las hipótesis filogenéticas obtenidas suele agruparse junto a *Lusotyphlus* **gen. nov.**, con el que comparte su gran talla, el patrón de quetotaxia del último ventrito, la presencia de setas discales, las proporciones esbeltas de las extremidades y los antenómeros ovoides. Sin embargo, no cumple la diagnosis de *Lusotyphlus* **gen. nov.** y tiene algunas diferencias importantes que le relacionan más con *Typhlocharis* **comb. nov.**: los machos carecen de pelo mesotibial y la apófisis prosternal no tiene forma de lengüeta. El cinturón abdominal está claramente delimitado pero su microescultura no se diferencia de la del resto del ventrito, lo que puede suponer una transición morfológica respecto a la ausencia de cinturón propia de *Lusotyphlus* **gen. nov.** El edeago y los escleritos del endofalo tienen la estructura típica de *Typhlocharis* **comb. nov.**, exceptuando su peculiar alargamiento, y los parámetros no tienen la seta en forma de sable característica de *Lusotyphlus* **gen. nov.** La genitalia femenina es más afín a *Typhlocharis* **comb. nov.**

Con todo lo expuesto, hemos decidido incluir a esta especie en *Typhlocharis* **comb. nov.**, pero teniendo en cuenta que su posición filogenética no está resuelta y son necesarios nuevos datos para resolver la cuestión de su parentesco.

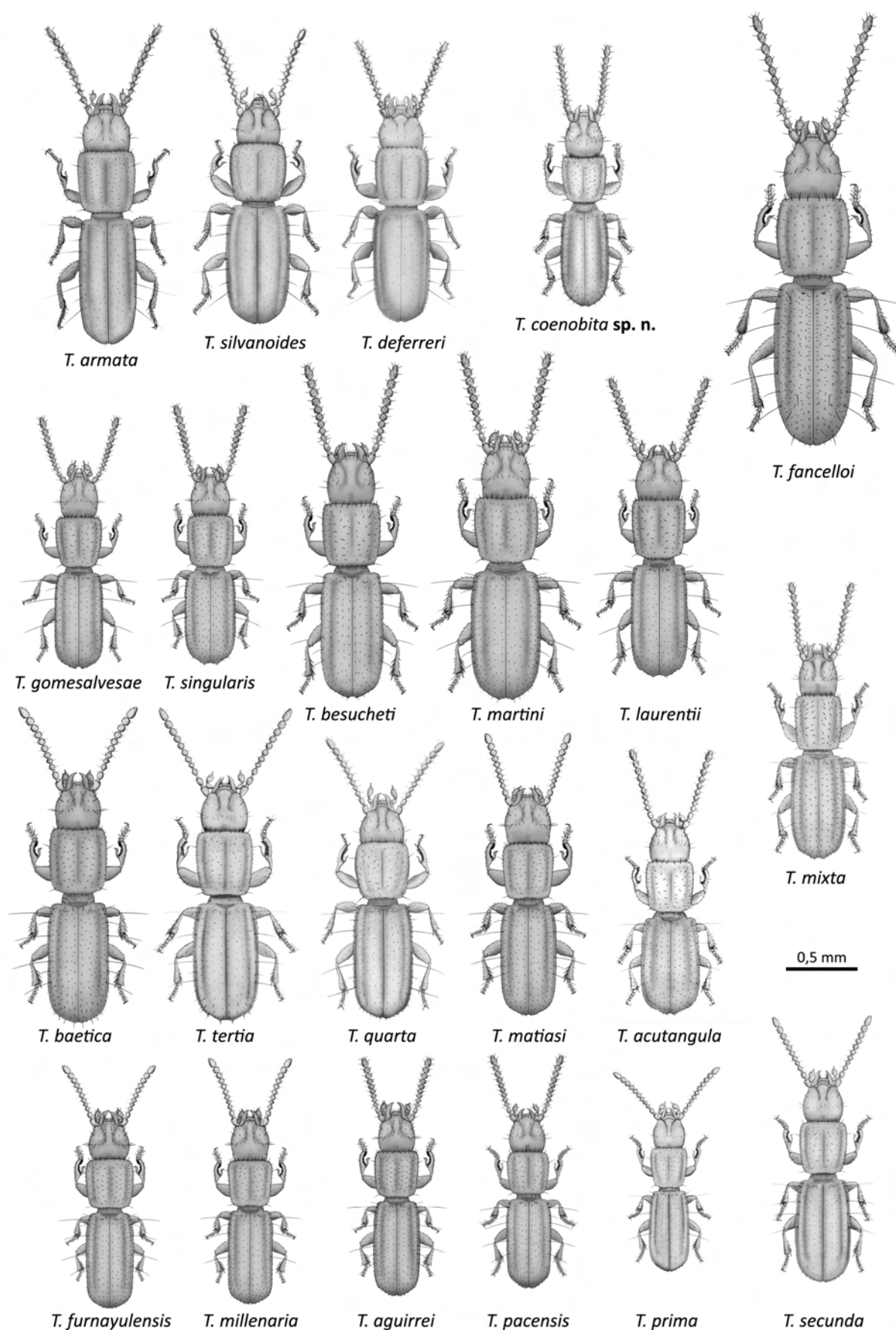


Fig. 136. Comparativa de las especies descritas de *Typhlocharis* **comb. nov.** Escala: 0,5 mm.

8.1. CLAVE DE IDENTIFICACIÓN DE *Typhlocharis* comb. nov.

1. Cinturón abdominal con escamas finas y con el borde posterior finamente serrado, bien diferenciadas de la microrreticulación circundante (Fig. 137: 3b). Edeago falciforme, no alargado (Fig. 137: 2). 2
 - Cinturón abdominal con escamas del mismo tamaño y aspecto que el resto de la microrreticulación del último ventrito (Fig. 137: 3a). Edeago alargado (Fig. 137: 1). *T. fancelloi* Magrini, 2000 (pág. 184).
2. Margen apical de los élitros liso, sin dentículos (Fig. 137: 4a) 3
 - Margen apical de los élitros no liso, con dentículos o microdentículos (Fig. 137: 4b) 6
3. Élitros con serie umbilicada 4+4 ó 4+3 (Fig. 137: 7, 8). Profémures y metafémures con el margen interno anguloso (Fig. 137: 5). Hembras con fosetas ventrales 4
 - Élitros con serie umbilicada 4+2 (Fig. 137: 9). Profémures y metafémures con el margen interno no anguloso (Fig. 137: 6). Sin fosetas ventrales *T. coenobita* sp.n. (pág. 288).
4. Élitros con serie umbilicada 4+4 (Fig. 137: 7). Profémures y metafémures con el margen interno moderadamente anguloso. *T. silvanoides* Dieck, 1869 (pág. 91).
 - Élitros con serie umbilicada 4+3 (Fig. 137: 8). Profémures y metafémures con el margen interno muy anguloso (Fig. 137: 5). 5
5. Machos con un tubérculo ventral mediano en el primer ventrito (Fig. 137: 11). Hembras con un par de fosetas ventrales profundas. *T. deferreri* Zaballós & Pérez-González, 2011 (pág. 252).
 - Machos sin tubérculo ventral. Hembras con un par de fosetas ventrales leves *T. armata* Coiffait, 1969 (pág. 105).
6. Margen apical de los élitros con un par de dentículos asociados a la sutura, normalmente acompañados de microdentículos (Fig. 137: 12) 7
 - Margen apical de los élitros con tres o más pares de dentículos (Fig. 137: 13, 14) 11
7. Élitros con serie umbilicada 4+3 (Fig. 137: 8) 8
 - Élitros con serie umbilicada 4+2 ó 4+1 (Fig. 137: 9, 10) 9
8. Órgano escutelar con una proyección espiniforme (Fig. 137: 15). Sin fosetas ventrales. Espermateca subesférica, irregular *T. martini* Andújar, Lencina & Serrano, 2008 (pág. 236).
 - Órgano escutelar curvado o subtriangular (Fig. 137: 16). Hembras con fosetas ventrales leves. Espermateca esférica *T. besucheti* Vigna-Taglianti, 1972 (pág. 115).
9. Labro redondeado. Serie umbilicada 4+2 ó 4+1 (Fig. 137: 9, 10). Cara interna de meso- y metafémures lisa (Fig. 137: 17a). Longitud $\leq 1,3$ mm. 10
 - Labro levemente escotado. Serie umbilicada 4+2 (Fig. 137: 9). Cara interna de mesofémures y metafémures rugosa o escamosa (Fig. 137: 17b). Longitud $\geq 1,3$ mm. *T. laurentii* Magrini, 2000 (pág. 187).
10. Margen apical de los élitros redondeado, con un par de dentículos suturales apuntando hacia dentro (Fig. 137: 18). Órgano escutelar suavemente curvado o subtriangular (Fig. 137: 16). Serie umbilicada 4+1 (Fig. 137: 10). Longitud 1,2-1,3 mm *T. gomesalvesae* Serrano & Aguiar, 2002 (pág. 211).
 - Margen apical de los élitros sinuoso, con un par de dentículos suturales apuntando hacia atrás (Fig. 137: 19). Órgano escutelar con una proyección espiniforme (Fig. 137: 15). Serie umbilicada 4+2, raramente 4+1 (Fig. 137: 9, 10). Longitud 1,2 mm *T. singularis* Serrano & Aguiar, 2000 (pág. 190).

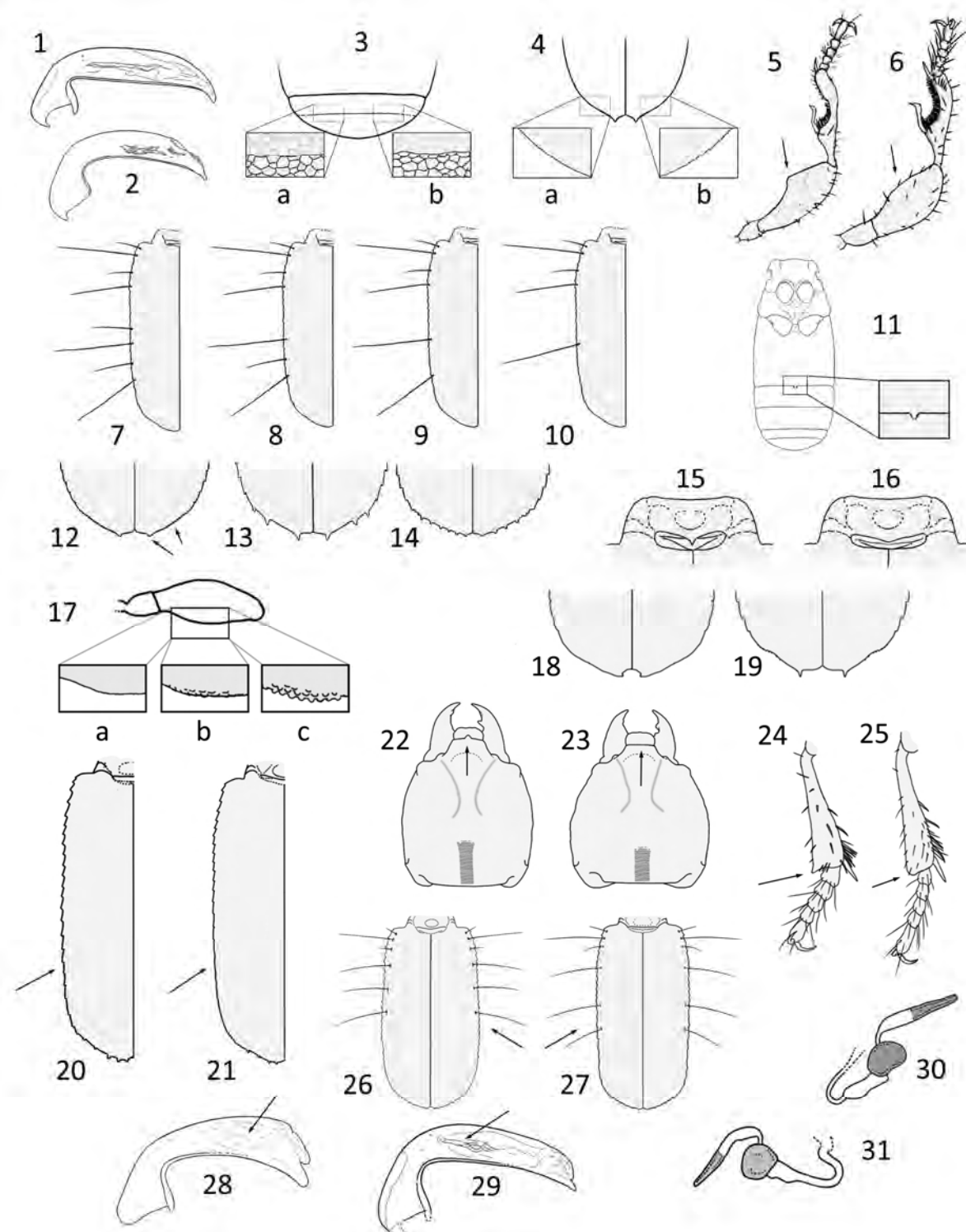


Fig. 137. 1.- Edeago de *T. fancelloi*. 2.- Edeago de *T. silvanoides*. 3.- Cinturón abdominal: a) *T. fancelloi*; b) *T. silvanoides*. 4.- Ápice elitral: a) liso; b) con microdentículos. 5.- Pata protorácica de *T. armata*. 6.- Pata protorácica de *T. coenobita* **sp.n.** 7.- Serie umbilicada 4+4. 8.- Serie umbilicada 4+3. 9.- Serie umbilicada 4+2. 10.- Serie umbilicada 4+1. 11.- Abdomen de *T. deferreri* macho, con detalle del tubérculo ventral. 12.- Ápice elitral de *T. martini*. 13.- Ápice elitral de *T. tertia*. 14.- Ápice elitral de *T. baetica*. 15.- Órgano transversal escutelar con proyección espiniforme. 16.- Órgano transversal escutelar curvado o subtriangular. 17.- Margen interno de los fémures: a) liso; b) rugoso o escamoso; c) con protuberancias. 18.- Ápice elitral de *T. gomesalvesae*. 19.- Ápice elitral de *T. singularis*. 20.- Élitros con dentículos laterales marcados hasta la zona posterior. 21.- Élitros con dentículos laterales no marcados en la zona posterior. 22.- Cabeza de *T. mixta*. 23.- Cabeza de *T. acutangula*. 24.- Metatibia de *T. acutangula*. 25.- Metatibia de *T. secunda*. 26.- Élitros de *T. secunda*. 27.- Élitros de *T. furnayulensis*. 28.- Edeago de *T. pacensis*. 29.- Edeago de *T. furnayulensis*. 30.- Complejo espermatecal de *T. prima*. 31.- Complejo espermatecal de *T. millenaria*.

11. Élitros con serie umbilicada 4+4 (Fig. 137: 7)..... *T. quarta* Pérez-González & Zaballos, 2013 (pág. 264).
 – Élitros con serie umbilicada diferente de 4+4 12

12. Élitros con serie umbilicada 4+3 (Fig. 137: 8)..... 13
 – Élitros con serie umbilicada 4+2 ó 4+1 (Fig. 137: 9, 10) 16

13. Cara interna de los fémures cubierta de protuberancias o tubérculos (Fig. 137: 17c). Longitud $\geq 1,4$ mm 14
 – Cara interna de los fémures sin protuberancias, lisa (Fig. 137: 17a). Longitud $\leq 1,4$ mm 15

14. Margen apical de los élitros con 6-7 pares de dentículos pequeños (Fig. 137: 14). Longitud 1,4-1,7 mm ...
 *T. baetica* Ehlers, 1883 (pág. 94).
 – Margen apical de los élitros con 3 pares de dentículos grandes (Fig. 137: 13). Longitud 1,5-1,7 mm
 *T. tertia* Pérez-González & Zaballos, 2013 (pág. 261).

15. Élitros con dentículos laterales bien marcados en toda su longitud (Fig. 137: 20). Fosetas ventrales muy
 leves o ausentes. Longitud 1,1-1,2 mm *T. aguirrei* Zaballos & Banda, 2001 (pág. 193).
 – Élitros con dentículos laterales marcados sólo en la zona anterior (Fig. 137: 21). Fosetas ventrales bien
 desarrolladas en ambos sexos. Longitud 1,3-1,4 mm *T. matiasi* Zaballos & Banda, 2001 (pág. 202).

16. Élitros con serie umbilicada 4+2 (Fig. 137: 9)..... 17
 – Élitros con serie umbilicada 4+1 (Fig. 137: 10) 21

17. Clípeo con un diente medio en el margen anterior (Fig. 137: 22). Fosetas ventrales en hembras. Longitud
 1,2-1,6 mm *T. mixta* Pérez-González & Zaballos, 2013 (pág. 279).
 – Clípeo con margen anterior recto, sin diente (Fig. 137: 23). 18

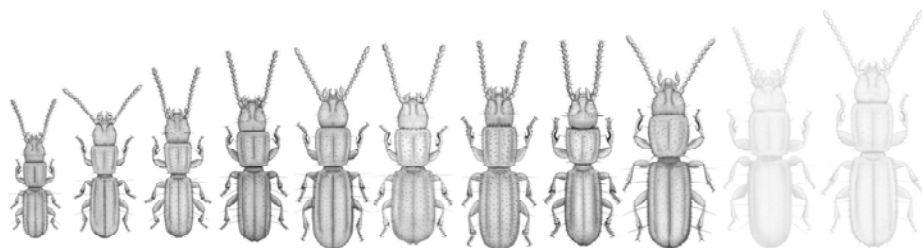
18. Metatibias con una proyección dentiforme en el extremo distal (Fig. 137: 24). Sin fosetas ventrales.
 Longitud 1,1-1,3 mm..... *T. acutangula* Pérez-González & Zaballos, 2013 (pág. 276).
 – Metatibias sin proyección dentiforme en el extremo distal (Fig. 137: 25). 19

19. Élitros con el grupo posterior de la serie umbilicada muy adelantado (en la mitad anterior del élitro) (Fig.
 137: 26). Un par de setas pseudodiscales anteriores. Longitud 1,3-1,5 mm.....
 *T. secunda* Pérez-González & Zaballos, 2013 (pág. 258).
 – Élitros con el grupo posterior de la serie umbilicada en posición normal (en la mitad posterior del élitro)
 (Fig. 137: 27). Sin setas pseudodiscales. Longitud $\leq 1,2$ mm 20

20. Margen apical de los élitros con 4-5 pares de dentículos pequeños. Endofalo con escleritos difusos (Fig.
 137: 28). Longitud 0,9-1,2 mm. *T. pacensis* Zaballos & Jeanne, 1987 (pág. 128).
 – Margen apical de los élitros con 5-7 pares de dentículos pequeños. Endofalo con escleritos en forma de
 varilla bifurcada (Fig. 137: 29). Longitud 1,1-1,2 mm.....
 *T. furnayulensis* Zaballos & Banda, 2001 (pág. 196).

21. Élitros con dentículos laterales bien marcados en toda su longitud (Fig. 137: 20). Endofalo con escleritos
 finos, en forma de varilla bifurcada. Espermateca subesférica irregular (Fig. 137: 31). Longitud 1,1-1,2
 mm *T. millenaria* Zaballos & Banda, 2001 (pág. 199).
 – Élitros con dentículos laterales marcados sólo en el primer tercio de su longitud (Fig. 137: 21). Endofalo
 con escleritos gruesos, en forma de varilla. Espermateca reniforme (Fig. 137: 30). Longitud 1,0-1,1 mm ..
 *T. prima* Pérez-González & Zaballos, 2013 (pág. 255).

9



Microcharidius **comb. nov.**

Microcharidius **comb. nov.**

Especie tipo: *Microcharidius quadridentatus* Coiffait, 1969

Diagnosis

Anillini de entre 0,9 mm y 1,9 mm de longitud, anoftalmo, de cuerpo subparalelo cubierto de tegumento microrreticulado y pubescencia dispersa. Antenas moniliformes, con antenómeros subcuadrados o reniformes, con un patrón de *sensilla coeloconica* en el último antenómero formado por 1 o 2 (raramente 3) sensilas anteriores y 1 posterior. Pronoto subtrapezoidal, estrechado en la parte posterior; margen posterior suavemente curvado o recto. Élitros con quetotaxia muy variable, hay un par de setas apicales y un par de subapicales largas y destacadas. Zona apical de los élitros con raíl, frecuentemente con dentículos asociados al final de la 7ª estría y al final de la sutura media. Último ventrito abdominal con cinturón; en el margen posterior presenta un par de muescas laterales y el patrón de quetotaxia tiene un marcado dimorfismo sexual, tipo **l-s-s-l-s-s-l-s-l-s-s-l**. Genitalia masculina variable, edeago generalmente falciforme y curvado. Genitalia femenina variable, con gonocoxitos unguiformes, mazudos o tubulares, siempre con seta lateral.

Etimología: *Micro-*, de la raíz griega – μικρός (“*micrós*”) – pequeño, y –*charidius*, derivado de la raíz griega – χάρις (“*charis*”) – gracia, un sufijo comúnmente utilizado en la nomenclatura de la tribu Anillini. Se considera nombre masculino.

En 1969, COIFFAIT describió el género *Microcharidius* como “parte del linaje de *Typhlocharis* pero con un grado de evolución más avanzado”, basando su diagnosis en la pequeña talla, serie umbilicada reducida y élitros fusionados al mesotórax de *M. quadridentatus* (COIFFAIT, 1969). JEANNE (1973) consideró que estos caracteres no eran suficientemente diferenciadores y estableció su sinonimia con *Typhlocharis*, pero algunos autores mantuvieron su validez como un subgénero de *Typhlocharis* (NOVOA, 1976; ZABALLOS, 1983). Más tarde, este criterio cayó en desuso a favor del criterio de Jeanne y se ha mantenido la sinonimia hasta la actualidad (ZABALLOS, 2003).

En los resultados de este trabajo, todas las especies que se han considerado tradicionalmente parte de *Microcharidius* (*M. quadridentatus*, *M. outerelei* y *M. belenae*) están dentro del gran clado monofilético que agrupa los **clados 3, 4, 5, 6, 7 y 8** (Fig. 135), que se distingue de manera inequívoca de *Lusotyphlus* **gen. nov.** y *Typhlocharis* **comb. nov.** La diagnosis establecida por COIFFAIT (1969) es ineficaz para caracterizar a las especies de este clado, pero todas se identifican por la forma del pronoto, el raíl y las

muestras y quetotaxia del último ventrito. Por ello, consideramos que el criterio de COIFFAIT (1969) es coherente con los resultados y revalidamos el género *Microcharidius*, que pasa a ser el más diversificado dentro de Typhlocharina, con 35 especies descritas y 36 potenciales nuevas especies, pendientes de descripción.

Su origen se remonta al Paleoceno-Eoceno (Fig. 126, Capítulo 5) y se distribuye en la península Ibérica (España y Portugal, 34 especies) y norte de África (Túnez, 1 especie) (EHLERS, 1883; NORMAND, 1915; COIFFAIT, 1969; NOVOA, 1978; ZABALLOS, 1983, 1986, 1989b, 1991; ORTUÑO, 1988, 2000, 2005; ZABALLOS & FARINÓS, 1995; ZABALLOS & RUÍZ-TAPIADOR, 1995, 1997; ZABALLOS & WRASE, 1998; SERRANO & AGUIAR, 2002, 2006a, 2008a, 2014; SERRANO *et al.*, 2005; ANDÚJAR *et al.*, 2010; ORTUÑO & GILGADO, 2011; PÉREZ-GONZÁLEZ & ZABALLOS, 2013; ZABALLOS *et al.*, *in press*).

El aspecto general de *Microcharidius* **comb. nov.** corresponde con los rasgos que JEANNE (1973) asoció con una regresión del ápice elitral y que se han interpretado como una mayor adaptación al medio endógeo (ZABALLOS, 1989b). Este género incluye la mayor diversidad morfológica de Typhlocharina pero, a la vez, esta complejidad interna puede considerarse bien estructurada según los clados obtenidos (ver Capítulos 5 y 6). Por ello, proponemos organizar la sistemática interna del género en seis grupos de especies, uno por clado. Para evitar confusiones con los grupos de especies *sensu* ZABALLOS & RUIZ-TAPIADOR (1997), los denominaremos “**clado – nombre de la primera especie descrita de ese clado**”. *M. santschii* y *M. rochapiteae* suponen casos particulares que no encajan bien en esta clasificación y se tratan aparte. Estos clados son:

- Clado *gomezi*
- Clado *quadridentatus*
- Clado *diecki*
- Clado *outereloi*
- Clado *monasticus*
- Clado *belenae*

Clado *gomezi* (Figs. 138, 139)

Todas sus especies muestran dimorfismo sexual en mayor o menor grado, que se expresa principalmente en las extremidades (diversas manifestaciones de dentículos tibiales, espinas en los trocánteres, dentículos femorales) y en el abdomen (fosetas ventrales, tubérculos ventrales). Los edeagos de este grupo de especies varían desde formas falciformes (ej. *M. wrasei*, *M. passosi*, *M. bivari*) a formas recurvadas (*M. zaballosi*, *M. fozcoaensis*), a veces muy exageradas (*M. gomezi*, *M. hiekeri*) (ver Capítulos 3 y 4).

Respecto a las relaciones entre especies, *M. gomezi*, *M. hiekei* y *M. wrasei* son muy semejantes y comparten un desarrollo extremo de los denticulos mesotibiales (ZABALLOS & FARINÓS, 1995). *M. hiekei* y *M. gomezi* tienen edeagos fuertemente recurvados y su genitalia femenina es muy similar. Sin embargo por su apariencia externa, *M. hiekei* y *M. wrasei* son más parecidas entre sí (ZABALLOS & FARINÓS, 1995), hasta el punto de que las hembras de ambas especies son muy difíciles de diferenciar.

– 349 –

también aparece en *Typhlocharis deferreri* (ZABALLOS & PÉREZ-GONZÁLEZ, 2011). Además, ambas carecen de dentículos en las mesotibias (pero si tienen en las metatibias) y comparten el tipo de edeago, falciforme y no recurvado, entre otros caracteres (SERRANO *et al.*, 2005; SERRANO & AGUIAR, 2006a).

M. fozcoaensis tiene muchas afinidades con *M. zaballosi*, particularmente en la forma del edeago (suavemente recurvado) y la genitalia femenina (SERRANO & AGUIAR, 2014).

Las diferencias morfológicas de las poblaciones de *M. zaballosi* (ver Capítulo 4, Figs. 120, 121; Fig 139) afectan a caracteres (como el clípeo) que normalmente harían que se considerasen especies distintas. SERRANO & AGUIAR (2014) defienden que, a pesar de esa variabilidad, dichas poblaciones son lo bastante parecidas como para ser consideradas una sola especie. Los resultados obtenidos no esclarecen esta cuestión, ya que ambas poblaciones se recuperan siempre como taxones hermanos. Por lo tanto, considerarlas una sola especie o dos especies hermanas es una decisión subjetiva y, hasta disponer de datos moleculares precisos que aporten nueva información para estas poblaciones, mantenemos el criterio de los autores.

Clado *quadridentatus* (Figs. 138, 139)

Equivalente al **grupo *quadridentata*** *sensu* PÉREZ-GONZÁLEZ & ZABALLOS (2013c), agrupa cinco especies descritas y nueve sin describir e incluye a las especies más pequeñas de Typhlocharina (Fig. 139), como *T. scrofa*, con ejemplares de menos de 1 mm, que se cuentan entre los Carábidos más pequeños que se conocen. Los rasgos distintivos del grupo son la gula difusa y la tetramería tarsal (PÉREZ-GONZÁLEZ & ZABALLOS, 2013c). También es característica la dilatación distal de las metatibias y la presencia de cuatro dentículos apicales en los élitros (dos parasuturales y dos asociados a la 7ª estría) que da nombre al grupo. Además, es el grupo con mayor variedad de formas en los gonocoxitos, mostrando una posible transición morfológica entre gonocoxitos unguiformes y gonocoxitos tubulares comentada en el Capítulo 6.

M. crespoy y *M. quadridentatus* comparten muchas características (SERRANO & AGUIAR, 2008a; PÉREZ-GONZÁLEZ & ZABALLOS, 2013c; PÉREZ-GONZÁLEZ & ZABALLOS, 2013c; PÉREZ-GONZÁLEZ & ZABALLOS, 2013c) y ambas se diferencian fácilmente del resto del clado por la ausencia de órgano estridulador. *M. quadridentatus* se distingue claramente por mantener tarsos pentámeros y por sus gonocoxitos de tipo unguiforme esbelto (Fig. 56 B4, Capítulo 3). *M. crespoy* forma parte de un complejo de especies (Fig. 138, Fig. 129, Capítulo 5) junto a las potenciales especies nuevas *M. sp. 44 aff. crespoy*, y *M. cf. crespoy*, que comparten sus caracteres diagnósticos, pero se diferencian en la forma de la espermateca. Además, *M. crespoy* muestra dimorfismo sexual en las mandíbulas. Excluyendo estas dos especies, el dimorfismo sexual en las mandíbulas y la ausencia de órgano estridulador sólo se dan en el **clado *belenae*** y sugieren cierto grado de convergencia evolutiva entre ambos clados.

M. scrofa y *M. tetramerus* son prácticamente idénticas (especialmente en la forma de sus genitalias) pero se diferencian, entre otras cosas, porque *M. tetramerus* carece de setas disciales y sus metatrocánteres son acuminados (PÉREZ-GONZÁLEZ & ZABALLOS, 2013c).

M. baeturicus y *M. daemoniacus* **sp. n.** comparten la posesión de gonocoxitos tubulares largos, pero no parecen estrechamente relacionadas (Fig. 138, Fig. 129, Capítulo 5). Este tipo de gonocoxitos también se da en el complejo de especies formado por *M. sp. 10*, *M. sp. 11*, *M. sp. 12*, *M. sp. 13* y *M. sp. 14*, que comparten con *M. daemoniacus* **sp. n.** la máxima reducción conocida en el grupo posterior de la serie umbilicada (4+1).

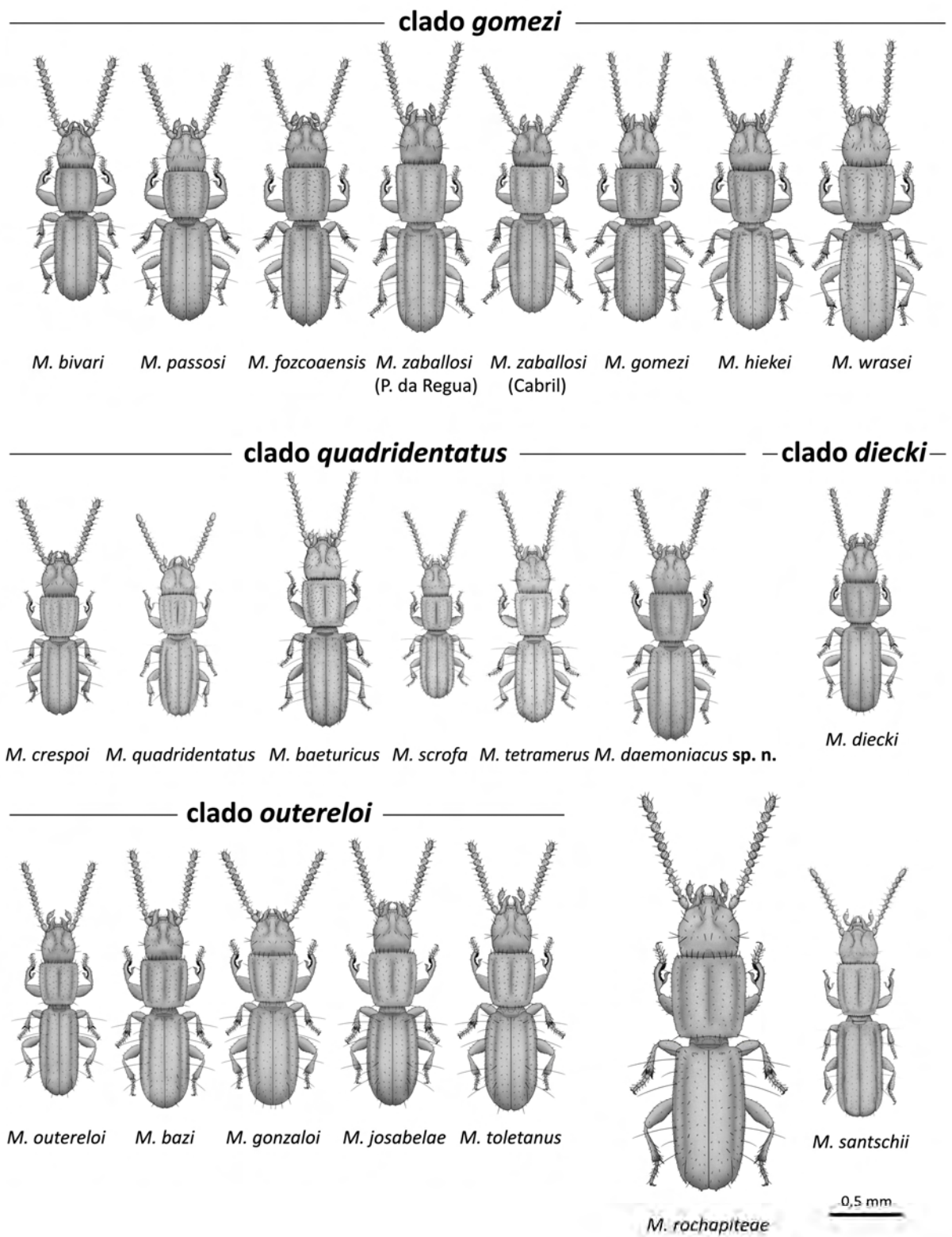


Fig. 139. Comparativa de las especies descritas de *Microcharidius* **comb. nov.**: clados *gomezi*, *quadridentatus*, *diecki*, *outerelei* y las especies de posición incierta *M. rochapiteae* y *M. santschii*. Escala: 0,5 mm.

Clado *diecki* (Figs. 138, 139)

Por el momento, es un grupo monoespecífico que incluye a *M. diecki*, una especie que puede considerarse bien estudiada (EHLERS, 1883; ZABALLOS, 1986a). Su distribución geográfica es muy amplia e incluye los primeros registros de Typhlocharina en la cuenca del Ebro. Las distintas poblaciones tienen cierta variabilidad, pero la especie se reconoce muy bien por el órgano estridulador (muy tenue), la forma del labio, los dentículos posterolaterales del pronoto y los dentículos laterales de los élitros apenas insinuados, la forma de su edeago (esbelto y aplanado distalmente), los escleritos del endofalo en forma de varilla y la spermateca ovoide (ver Capítulo 4).

Comparte algunos de estos rasgos con especies de los **clados *quadridentatus* y *outereloi***, además de la forma de la lígula, el órgano transversal escutelar, la anchura del espacio intermetacoxal o el ápice redondeado del edeago. Precisamente *M. outereloi* tiene un gran parecido con *M. diecki*, pero ambas especies no están estrechamente emparentadas (Fig. 138, Fig. 129, Capítulo 5), lo que sugiere que estos caracteres comunes pueden ser plesiomórficos en *Microcharidius comb. nov.*

Clado *outereloi* (Figs. 138, 139)

Es un grupo que comprende cinco especies descritas y siete sin describir. Se diferencian de otros *Microcharidius comb. nov.* por la presencia de setas discales y el alargamiento característico del parámero izquierdo (Fig. 54, Capítulo 3; Lámina X, Apéndice II.V). La lígula, la presencia de un solo par de dentículos apicales en los élitros (asociados a la 7ª estría), la anchura del espacio intermetacoxal, la presencia de un pelo mesotibial corto (en ambos sexos) y el complejo espermatecal también son muy típicos del grupo, pero aparecen en otras especies (Láminas I, IV, VIII, IX, XI, XII, Apéndice II.V).

Dentro del clado, *M. outereloi*, *M. bazi* y *M. gonzaloi* se parecen mucho y comparten una genitalia femenina con gonocoxitos tubulares y gonosubcoxitos con una proyección vermiforme (ORTUÑO, 2000; 2005). *M. outereloi* y *M. bazi* comparten la forma del parámero izquierdo (alargado pero esbelto). *M. gonzaloi*, descrita a partir de dos hembras procedentes de Alicante (ORTUÑO, 2005), forma un complejo de especies junto a *M. cf. gonzaloi* y *M. sp. 15 aff. gonzaloi* (Fig. 138, Fig. 129, Capítulo 5). Los machos de estas potenciales nuevas especies tienen parámetros como los de *M. outereloi* y *M. bazi* lo que apoya la idea de una gran afinidad con estas especies, aunque el edeago es más similar a *M. toletanus* y *M. josabelae*.

M. sp. 16 aff. toletanus, *M. sp. 17 aff. toletanus*, *M. sp. 18 aff. toletanus*, *M. sp. 19 aff. toletanus*, *M. toletanus* y *M. josabelae* forman un gran complejo de especies muy relacionadas, pero de difícil resolución taxonómica. Se caracterizan por los gonocoxitos unguiformes, los gonosubcoxitos recurvados y los parámetros izquierdos de los machos, alargados, pero hialinos y dilatados distalmente (Fig. 54, Capítulo 3). La serie umbilicada de estas especies varía entre patrones 4+3 y 4+2 (ver Capítulo 6). Las filogenias obtenidas indican dos subclados, uno formado por *M. sp. 18 aff. toletanus* y *M. sp. 19 aff. toletanus* y otro con el resto de las especies, que morfológicamente se corresponden sólo con diferencias observadas en la forma del anillo apodemal.

M. toletanus y *M. josabelae* pueden diferenciarse por la presencia de hiato medial y de fosetas ventrales muy leves en *M. josabelae*, pero son prácticamente idénticas en el resto de sus características (ANDÚJAR *et al.*, 2010; ORTUÑO & GILGADO, 2011). De hecho, entre los ejemplares estudiados de *M. toletanus* y *M. josabelae* no hemos podido confirmar ninguna de las diferencias mencionadas entre ambas especies por ORTUÑO & GILGADO (2011).

Sobre *Microcharidius* **comb. nov.** *santschii* y *M. rochapiteae* (Figs. 138, 139)

La relación entre *M. santschii* y *M. rochapiteae* parece clara. Aunque se distinguen fácilmente y están muy alejadas geográficamente (*M. santschii* habita en Túnez, *M. rochapiteae* en Portugal), las dos especies comparten el tipo de depresión semilunar (exclusivo de ambas) y, entre otros caracteres, la forma de la genitalia femenina, con gonocoxitos tubulares cortos y espermateca subcilíndrica.

Sin embargo, sus afinidades con otras especies de *Microcharidius* **comb. nov.** no son fáciles de establecer. Por un lado, tienen caracteres que aparecen tanto en el **clado diecki** como en el **clado outerelei** (por ejemplo, la forma de la lígula y las paraglosas o el espacio intermetacoxal ancho; PÉREZ-GONZÁLEZ & ZABALLOS, 2012). Por otro lado, algunos de sus rasgos son más afines a *M. diecki* (como la forma de las mandíbulas, sin dientes terebrales); pero otros de sus rasgos son más propios del **clado outerelei**: *M. rochapiteae* tiene gonosubcoxitos con un saliente apical (que recuerda a la proyección vermiforme, típica de *M. outerelei*, *M. bazi* y *M. gonzaloi*) y *M. santschii* tiene setas discales y parámetros alargados. Finalmente, *M. santschii* también tiene ciertas afinidades con especies de los **clados gomezi** (la forma recurvada del edeago) y **monasticus** (el tercer antenómero con pedúnculo muy alargado o los parámetros delgados).

La mayoría de los análisis filogenéticos agrupan a *M. santschii* y *M. rochapiteae* con *M. diecki*, pero no son concluyentes y su inclusión en el **clado diecki** o en el **clado outerelei** es igualmente justificable.

Por estos motivos, consideramos que sus relaciones con otros *Microcharidius* **comb. nov.** no pueden considerarse resueltas y hemos decidido no incluir a estas especies en ninguno de los grupos de especies que se proponen.

Clado *monasticus* (Figs. 138, 140)

Este grupo incluye tres especies descritas y una pendiente de descripción, de morfología muy semejante, que se caracterizan por un peculiar dimorfismo sexual. Los machos tienen profémures mazudos, muy distintivos, los metafémures dentados y un tubérculo medial en el primer ventrito. Las hembras tienen siempre fosetas ventrales profundas. Asimismo, la forma del edeago y las apófisis espatuladas del terguito VIII en las hembras son rasgos muy típicos de este grupo (Láminas XI, XII, Apéndice II.V).

Ya se ha hablado del tubérculo medial, que aparece también en *T. deferreri*, *M. bivari* y *M. passosi*. La semejanza estructural en todas las especies en las que aparece indica que es una homoplasia fácil de desarrollar. Es curioso que todas las especies con tubérculo medial comparten algún tipo de dimorfismo sexual en las patas (SERRANO *et al.*, 2005; SERRANO & AGUIAR, 2006a; ZABALLOS & PÉREZ-GONZÁLEZ, 2011a) lo que sugiere algún comportamiento común de cópula favorecido por el desarrollo de esta estructura, pero su función real sigue siendo desconocida.

M. monasticus y *M. peregrinus* tienen gonocoxitos unguiformes (ver Capítulos 3, 4 y 6) (ZABALLOS & WRASE, 1998) y están íntimamente relacionadas por otros muchos caracteres, como las mesotibias con una cresta de dentículos o las metatibias dentadas. Por el contrario, *M. navaricus* tiene gonocoxitos tubulares cortos y las mesotibias y metatibias carecen de dentículos.

Clado *belenae* (Figs. 138, 140)

Es, con diferencia, el grupo de especies mejor caracterizado del género y también uno de los más complejos. Incluye doce especies descritas y veintiuna nuevas especies potenciales, pendientes de descripción. Diferentes a todos los demás *Microcharidius* **comb. nov.**, su aspecto se distingue muy bien por su particular dimorfismo sexual y por la combinación de flagelómeros reniformes y ausencia de órgano estridulador (Fig. 129, Capítulo 5; Lámina II, Apéndice II.V). También lo identifican otros rasgos como la gula estrecha, lígula triangular, élitros con ojales atrofiados, poros elitrales muy marcados y setas pseudodiscales, metatrocánteres angulosos, edeago curvo o escleritos del endofalo en forma de “sillín de bicicleta”, (ZABALLOS, 1983, 1986, 1989b, 1991; ORTUÑO, 1988; ZABALLOS & RUÍZ-TAPIADOR, 1995, 1997; SERRANO & AGUIAR, 2002; ZABALLOS *et al.*, *in press*).

El dimorfismo sexual en este clado se expresa en una marcada diferencia de las proporciones corporales (la cabeza de los machos es notablemente más grande que en las hembras, con mandíbulas hipertrofiadas, robustas y angulosas), las patas (los machos con pelo y espolón metatibiales y metatrocánteres más pronunciados) y el abdomen (las hembras siempre con fosetas ventrales profundas). Estas diferencias que identifican tan bien al **clado *belenae*** sugieren un modo de vida significativamente distinto a otros Typhlocharina, pero por otro lado, la gran homogeneidad morfológica del clado dificulta mucho el reconocimiento de las afinidades entre sus especies.

Las especies con serie umbilicada 4+2 son las más difíciles de diferenciar (ZABALLOS & RUÍZ-TAPIADOR, 1997). Es el patrón más común en el clado, presente en *M. atienzai*, *M. jeannei*, *M. belenae*, *M. bullaquensis*, *M. intermedius*, *M. toribioi*, *M. estrellae* y *M. amara* **sp.n.** Entre ellas, las hembras de *M. belenae*, *M. toribioi*, *M. jeannei* y *M. estrellae* comparten fosetas ventrales con una sola concavidad, mientras que *M. intermedius*, *M. bullaquensis*, *M. atienzai* y *M. amara* **sp. n.** tienen fosetas de concavidad doble. *M. amara* **sp. n.** se parece a *M. belenae* y *M. jeannei* en la curvatura del clípeo, pero los escleritos del endofalo son muy afines a los de *M. bullaquensis* y *M. estrellae* y la diferencian del resto.

M. atienzai (4+2) y *M. portilloi* (3+2) parecen estar estrechamente relacionadas (Figs. 125-129, Capítulo 5;) y comparten numerosos detalles morfológicos que son atípicos en el **clado *belenae***. Son las únicas especies del grupo con un conducto espermatecal corto y el clípeo en forma de “v”, y los escleritos del endofalo en ambas son muy parecidos. *M. atienzai* se caracteriza por la forma única del ápice del edeago. *M. sp. 41 aff. atienzai* (4+2) es prácticamente idéntica a *M. atienzai* pero el ápice del edeago no desarrolla esta forma y recuerda más al de *M. portilloi*. Teniendo en cuenta que estas especies son muy próximas geográficamente, es probable que estén sufriendo mecanismos de aislamiento precigótico similares a los referidos en el **clado *gomezi***. Algo similar ocurre entre *M. belenae* y *M. sp. 23 aff. belenae*, *M. sp. 28*, *M. sp. 29* y *M. sp. 30*, muy parecidas, muy próximas, y también con variaciones importantes en la forma del ápice del edeago.

M. estrellae (4+2) y *M. carmenae* (4+3) resultan afines por la presencia de un rasgo exclusivo de ambas: fosetas dorsales en las hembras, muy marcadas en *M. carmenae* y leves en *M. estrellae* (ZABALLOS & RUÍZ-TAPIADOR, 1995, 1997).

Finalmente, *M. farinosae* (4+3) y *M. elenae* (4+1) parecen ser especies hermanas y tienen en común multitud de rasgos, como el labro (muy lobulado), el tipo de anillo apodemal o los escleritos del endofalo. Además, son las mayores especies del grupo, con casi 2 mm (ZABALLOS & RUÍZ-TAPIADOR, 1997; SERRANO & AGUIAR, 2002). Ambas forman parte de un complejo de especies (junto a *M. sp. 34 aff. elenae*, *M. sp. 35*, *M. sp. 36*, *M. cf. farinosae* y *M. cf. elenae*) con muy pocas diferencias morfológicas y cierta flexibilidad en la serie umbilicada (ver Capítulos 4, 5 y 6).

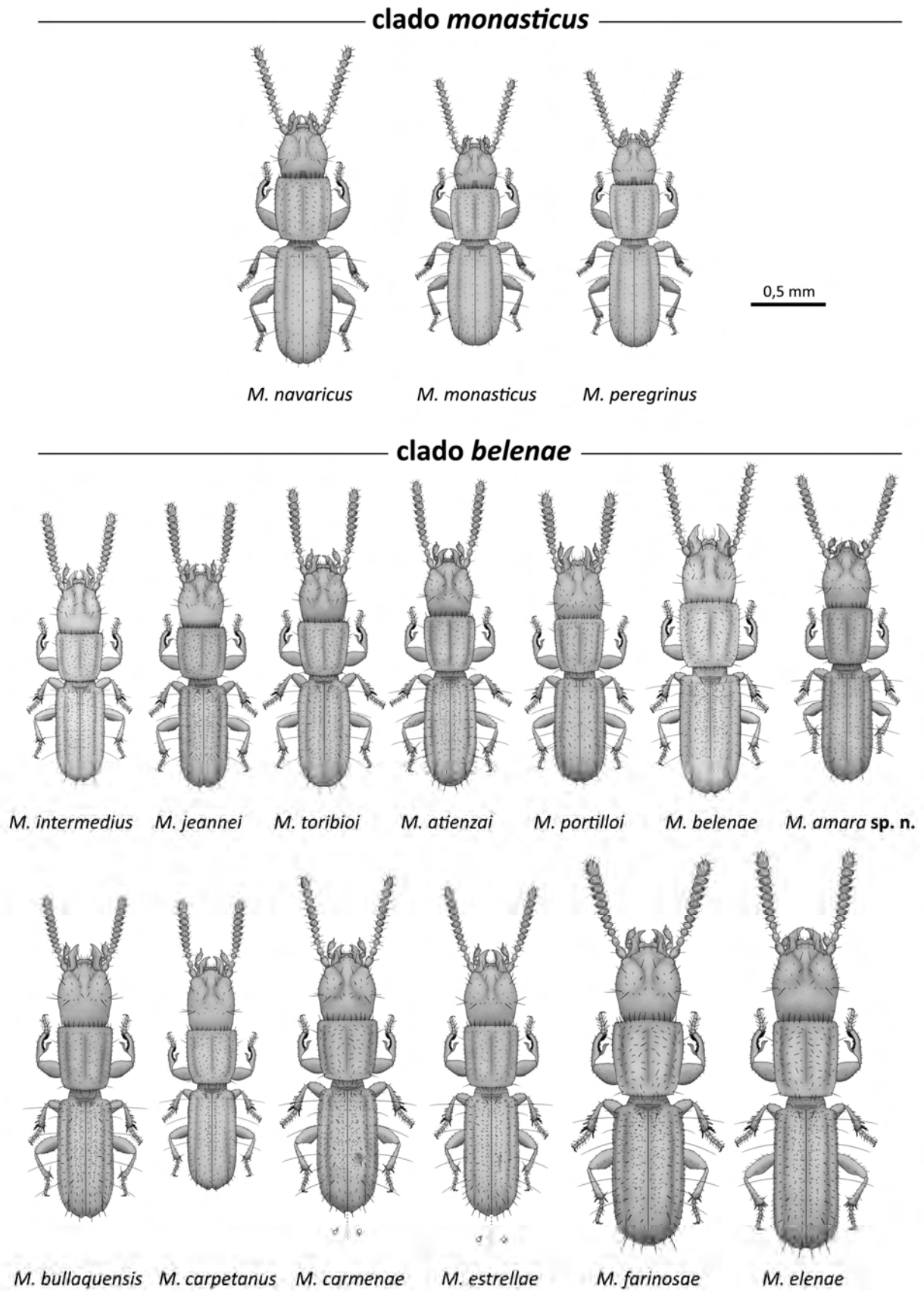


Fig. 140. Comparativa de las especies descritas de *Microcharidius* **comb. nov.**: clados *monasticus* y *belenae*. Escala: 0,5 mm.

9.1. CLAVE DE IDENTIFICACIÓN DEL GÉNERO *Microcharidius* comb. nov.

1. Gula ancha o difusa (Fig. 141: 1, 2). Antenómeros subesféricos o subcuadrados (morfo 1, Fig. 141: 4) 2
 - Gula estrecha (Fig. 141: 3). Antenómeros reniformes (morfo 2, Fig. 141: 5) **clado *belenae*** (26)
2. Gula ancha (Fig. 141: 1) 3
 - Gula difusa (Fig. 141: 2) **clado *quadridentatus*** (21)
3. Clípeo sin dientes, recto, curvado, subtriangular o levemente escotado (Fig. 141: 6-9) 4
 - Clípeo dentado o lobulado (Fig. 141: 10, 11) **clado *gomezi*** (14)
4. Machos sin tubérculos ventrales 5
 - Machos con un tubérculo ventral mediano en el primer ventrito (Fig. 141: 14) **clado *monasticus*** (12)
5. Depresión semilunar sin saliente asociado (Fig. 141: 12). 6
 - Depresión semilunar con un saliente asociado (Fig. 141: 13), gonocoxitos tubulares cortos y robustos 7
6. Labio con epilobios muy apuntados, espacio medial ancho, sin diente o con diente muy bajo (Fig. 141: 19). Parámero izquierdo no alargado (Fig. 141: 22). Espermateca ovoide (Fig. 141: 20) ***M. diecki*** (Ehlers, 1883) (pág. 98).
 - Labio con epilobios poco apuntados, espacio medial ancho, con un diente medio romo (Fig. 141: 17). Parámero izquierdo alargado (Fig. 141: 23, 24). Espermateca subesférica (Fig. 141: 21) **clado *outereloi*** (8)
7. Pronoto rectangular, 1,2 o 1,3 veces más largo que ancho. Tercer antenómero con pedúnculo muy alargado (Fig. 141: 15). Labio con diente medio romo (Fig. 141: 17). Longitud 1,2-1,5 mm ***M. santschii*** (Normand, 1915) (pág. 102).
 - Pronoto subcuadrado-rectangular, no alargado. Tercer antenómero con pedúnculo no alargado (Fig. 141: 16). Labio con diente medio extremadamente prominente (Fig. 141: 18). Longitud 1,6-1,8 mm ***M. rochapiteae*** (Serrano & Aguiar, 2008) (pág. 239).

Clado *outereloi*

8. Gonocoxitos tubulares (Fig. 141: 27, 28) 9
 - Gonocoxitos unguiformes (Fig. 141: 29-31) 11
9. Élitros con serie umbilicada 4+2 (Fig. 141: 33) 10
 - Élitros con serie umbilicada 4+3 (Fig. 141: 32) ***M. gonzaloi*** (Ortuño, 2005) (pág. 214).
10. Prófemures con una proyección dentiforme en el margen interno (Fig. 141: 25). Sin setas discales definidas. Hembras con un par de fosetas ventrales profundas. Parámero izquierdo largo y esbelto, sinuoso (Fig. 141: 24) ***M. bazi*** (Ortuño, 2000) (pág. 181).
 - Prófemures sin proyecciones dentiformes (Fig. 141: 26). Dos pares de setas discales. Hembras con un par de fosetas ventrales leves. Parámero izquierdo largo y esbelto, recto (Fig. 141: 23) ***M. outereloi*** (Novoa, 1978) (pág. 118).
11. Margen anterior del pronoto sin hiato medial. Sin fosetas ventrales en el primer ventrito. ***M. toletanus*** (Lencina & Andújar, 2010) (pág. 246).
 - Margen anterior del pronoto con hiato medial estrecho. Fosetas ventrales muy leves en el primer ventrito de las hembras ***M. josabelae*** (Ortuño & Gilgado, 2011) (pág. 249).

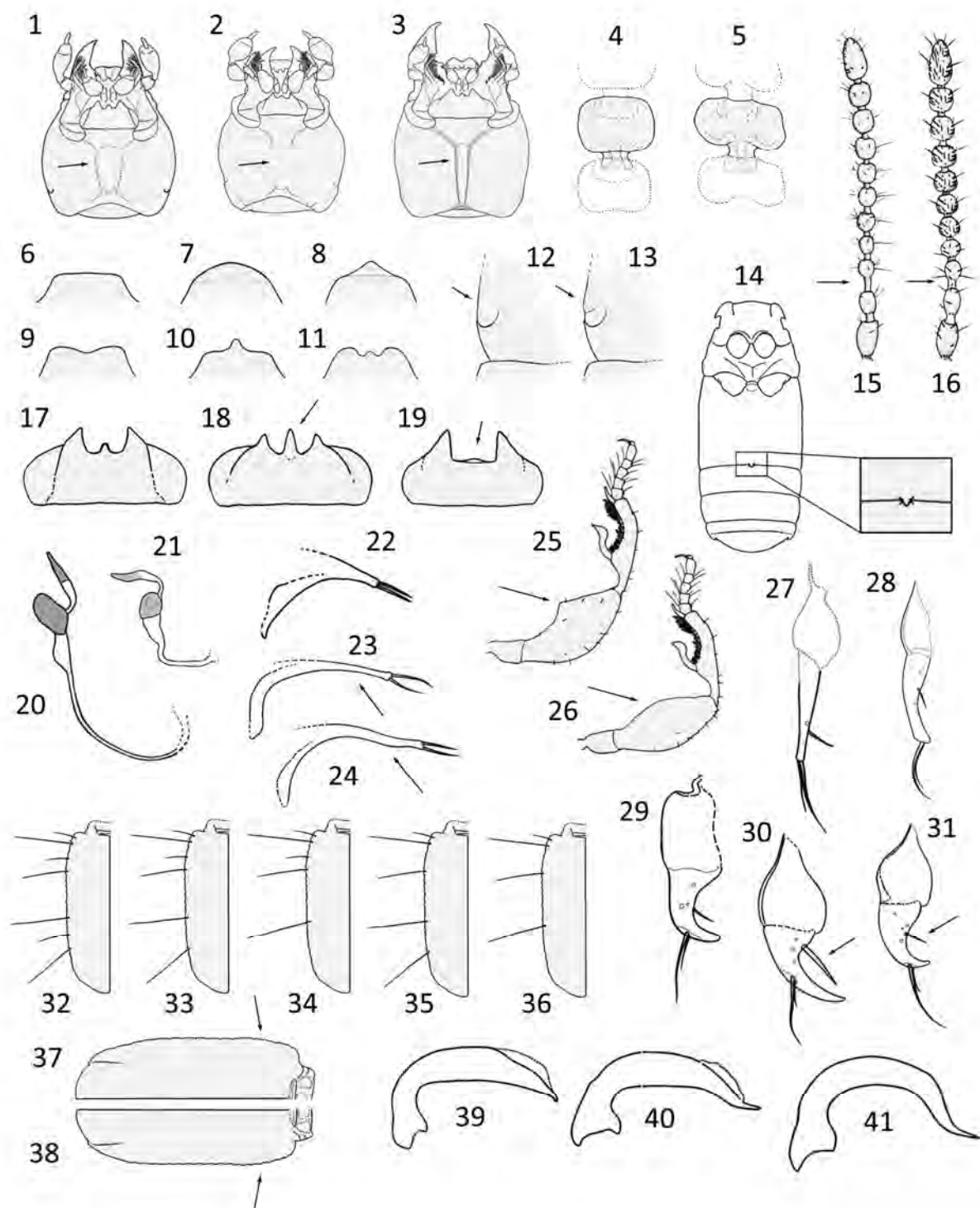


Fig 141. 1.- Gula ancha en *M. gomezi*. 2.- Gula difusa en *M. scrofa*. 3.- Gula estrecha en *M. belenae*. 4.- Antenómeros subcuadrados. 5.- Antenómeros reniformes. 6 – 11.- Clípeo: 6.- recto, 7.- curvado, 8.- subtriangular, 9.- levemente escotado, 10.- dentado, 11.- lobulado. 12.- Depresión semilunar sin saliente. 13.- Depresión semilunar con saliente asociado. 14.- Abdomen con tubérculo ventral (machos). 15.- Antena de *M. santschii*. 16.- Antena de *M. rochapiteae*. 17.- Labio de *M. santschii*. 18.- Labio de *M. rochapiteae*. 19.- Labio de *M. diecki*. 20.- Complejo espermatecal de *M. diecki*. 21.- Complejo espermatecal de *M. outerelei*. 22.- Parámero izquierdo de *M. diecki*. 23.- Parámero izquierdo de *M. outerelei*. 24.- Parámero izquierdo de *M. bazi*. 25.- Pata protorácica de *M. bazi*. 26.- Pata protorácica de *M. outerelei*. 27.- Gonocoxito de *M. gonzaloi* (tubular). 28.- Gonocoxito de *M. navaricus* (tubular). 29.- Gonocoxito de *M. toletanus* (unguiforme). 30.- Gonocoxito de *M. monasticus* (unguiforme). 31.- Gonocoxito de *M. peregrinus* (unguiforme). 32-36.- Series umbilicadas en *Microcharidius* **comb. nov.**: 32.- 4+3, 33.- 4+2, 34.- 4+1, 35.- 3+2, 36.- 3+1. 37.- Élitros de *M. monasticus*. 38.- Élitros de *M. peregrinus*. 39.- Edeago falciforme. 40.- Edeago suavemente recurvado. 41.- Edeago fuertemente recurvado.

Clado *monasticus*

12. Gonocoxitos unguiformes (Fig. 141: 30, 31) 13
 - Gonocoxitos tubulares (Fig. 141: 28) *M. navaricus* (Zaballos & Wrase, 1988) (pág. 178).
13. Élitros con dentículos laterales muy leves incluso en la zona anterior, apenas insinuados posteriormente (Fig. 141: 37). Gonocoxitos con una seta lateral gruesa (Fig. 141: 30)
 *M. monasticus* (Zaballos & Wrase, 1988) (pág. 171).
 - Élitros con dentículos laterales bien definidos en la zona anterior, muy leves posteriormente (Fig. 141: 38). Gonocoxitos con una seta lateral fina (Fig. 141: 31)
 *M. peregrinus* (Zaballos & Wrase, 1988) (pág. 174).

Clado *gomezi*

14. Clípeo con diente medio (Fig. 141: 10) 15
 - Clípeo con margen anterior trilobulado (Fig. 141: 11)
 *M. zaballosi* (Serrano & Aguiar, 2014) (población de Peso da Régua) (pág. 285).
15. Élitros con serie umbilicada 4+3 (Fig. 141: 32) 16
 - Élitros con serie umbilicada 4+2 (Fig. 141: 33) 19
16. Edeago falciforme (Fig. 141: 39). Machos con un tubérculo ventral mediano en el primer ventrito (Fig. 141: 14). 17
 - Edeago recurvado (Fig. 141: 40, 41). Machos sin tubérculo ventral 18
17. Profémures y metafémures fuertemente angulosos (en ambos sexos) (Fig. 142: 42). Fosetas ventrales solo en hembras. Espermateca subesférica irregular, pequeña (Fig. 142: 45)
 *M. bivari* (Serrano & Aguiar, 2006) (pág. 229).
 - Profémures y metafémures levemente angulosos (Fig. 142: 43). Fosetas ventrales en ambos sexos, leves en machos y profundas en hembras. Espermateca esférica, grande y turgente (Fig. 142: 44)
 *M. passosi* (Serrano & Aguiar, 2005) (pág. 217).
18. Edeago suavemente recurvado (Fig. 141: 40). Hembras con un par de fosetas ventrales profundas. Espermateca esférica, con una protuberancia en forma de cráter (Fig. 142: 46). Órgano transversal escutelar con margen recto (Fig. 142: 50)
 *M. zaballosi* (Serrano & Aguiar, 2014) (población de Cabril) (pág. 282).
 - Edeago fuertemente recurvado (Fig. 141: 41). Hembras sin fosetas ventrales. Espermateca esférica, turgente (Fig. 142: 47). Órgano transversal escutelar con margen irregular, casi festoneado (Fig. 142: 51).
 *M. gomezi* (Zaballos, 1991) (pág. 145).
19. Edeago falciforme (Fig. 141: 39). Terguito VIII femenino con el margen posterior subtriangular y festoneado (Fig. 142: 49) *M. wrasei* (Zaballos & Farinós, 1995) (pág. 148).
 - Edeago recurvado (Fig. 141: 40, 41). Terguito VIII femenino con el margen posterior liso (Fig. 142: 48) ..
 20
20. Edeago suavemente recurvado (Fig. 141: 40), ápice ancho y redondeado (Fig. 142: 52). Hembras con fosetas ventrales alargadas, profundas. Mesotrocánteres de los machos sin espinas (Fig. 142: 54), metatrocánteres redondeados (Fig. 142: 60). Lado interno de los fémures con escamas protuberantes
 *M. fozcoaensis* (Serrano & Aguiar, 2005) (pág. 220).
 - Edeago fuertemente recurvado (Fig. 141: 41), ápice único: proyección digitiforme, estrecha y ganchuda (Fig. 142: 53). Hembras con fosetas ventrales leves. Mesotrocánteres de los machos con una proyección espiniforme (Fig. 142: 55), metatrocánteres con una proyección dentiforme (Fig. 142: 61). Lado interno de los fémures liso *M. hieki* (Zaballos & Farinós, 1995) (pág. 151).

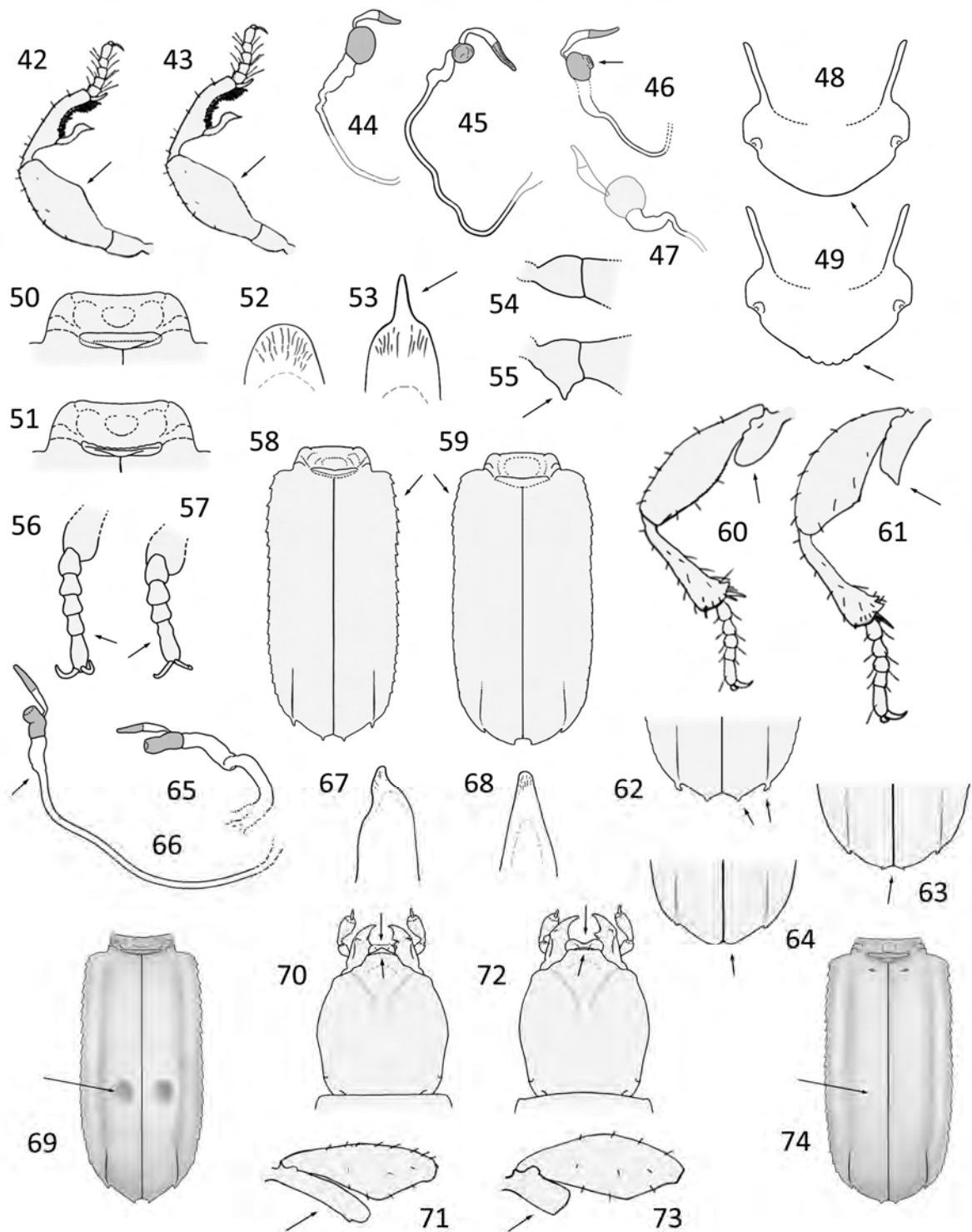


Fig 142. 42.- Pata protorácica de *M. bivari* (macho). 43.- Pata protorácica de *M. passosi* (macho). 44.- Complejo espermatecal de *M. passosi*. 45.- Complejo espermatecal de *M. bivari*. 46.- Complejo espermatecal de *M. zaballosi* (Cabrill). 47.- Complejo espermatecal de *M. gomezi*. 48.- Terguito VIII de *M. hiekei*. 49.- Terguito VIII de *M. wrasei*. 50.- Órgano transversal escutelar liso. 51.- Órgano transversal escutelar irregular-festoneado. 52.- Ápice del edeago en *M. fozcoensis* (inferido de SERRANO, AGUIAR & PROENÇA, 2005). 53.- Ápice del edeago en *M. hiekei*. 54.- Mesotrocánter de *M. fozcoensis* (macho). 55.- Mesotrocánter de *M. hiekei* (macho). 56.- Tarso pentámero. 57.- Tarso tetrámero. 58.- Élitros de *M. baeticus*. 59.- Élitros de *M. crespoid*. 60.- Pata metatorácica de *M. fozcoensis*. 61.- Pata metatorácica de *M. hiekei*. 62.- Ápice elitral de *M. daemoniacus* **sp.n.** 63.- Ápice elitral de *M. scrofa*. 64.- Ápice elitral de *M. tetramerus*. 65.- Complejo espermatecal de *M. portilloi*. 66.- Complejo espermatecal de *M. carpetanus*. 67.- Ápice del edeago en *M. atienzai*. 68.- Ápice del edeago en *M. portilloi*. 69.- Élitros de *M. carmenae*. 70.- Cabeza de *M. carmenae*. 71.- Metatrocánter y metafémur de *M. carmenae*. 72.- Cabeza de *M. farinosae*. 73.- Metatrocánter y metafémur de *M. farinosae*. 74.- Élitros de *M. farinosae*.

Clado *quadridentatus*

21. Tarsos pentámeros en todas las patas (Fig. 142: 56). Élitros con serie umbilicada 4+2 (Fig. 141: 33) *M. quadridentatus* Coiffait, 1969 (pág. 108).
- Tarsos tetrámeros en todas las patas (Fig. 142: 57)..... 22
22. Élitros con serie umbilicada 4+3 (Fig. 141: 32) y dentículos laterales fuertes, ganchudos (Fig. 142: 58) *M. baeturicus* (Pérez-González & Zaballos, 2013) (pág. 267).
- Élitros con serie umbilicada 4+2 ó 4+1 (Fig. 141: 33, 34) y dentículos laterales muy leves (Fig. 142: 59) ..
..... 23
23. Élitros con serie umbilicada 4+2 (Fig. 141: 33)..... *M. crespoid* (Serrano & Aguiar, 2008) (pág. 242).
- Élitros con serie umbilicada 4+1 (Fig. 141: 34) 24
24. Margen apical de los élitros con dos pares de dentículos muy desarrollados; el par asociado a la 7ª estría fuertemente ganchudo (Fig. 142: 62) *M. daemonicus* sp.n. (pág. 292).
- Margen apical de los élitros con uno o dos pares de dentículos, leves, nunca ganchudos..... 25
25. Élitros con un par de setas disciales anteriores y un par de dentículos asociados a la sutura formando una “v” (Fig. 142: 63) *M. scrofa* (Pérez-González & Zaballos, 2013) (pág. 270).
- Élitros sin setas disciales ni dentículos asociados a la sutura (Fig. 142: 64)
..... *M. tetramerus* (Pérez-González & Zaballos, 2013) (pág. 273).

Clado *belenae*

26. Clípeo suavemente escotado (Fig. 141: 9). Conducto espermatecal grueso y uniforme (Fig. 142: 65) 27
- Clípeo con margen anterior subtriangular o curvado (Fig. 141: 7, 8). Conducto espermatecal largo o muy largo, con dos tramos diferenciados (Fig. 142: 66) 28
27. Élitros con serie umbilicada 4+2 (Fig. 141: 33). Dentículos laterales de los élitros bien definidos. Ápice del edeago sinuoso (Fig. 142: 67)..... *M. atienzai* (Zaballos & Ruíz-Tapiador, 1997) (pág. 161).
- Élitros con serie umbilicada 3+2 (Fig. 141: 35). Dentículos laterales de los élitros leves. Ápice del edeago subtriangular, estrecho (Fig. 142: 68)..... *M. portilloi* (Zaballos, 1991) (pág. 141).
28. Élitros con serie umbilicada 4+3 (Fig. 141: 32)..... 29
- Élitros con serie umbilicada distinta de 4+3..... 30
29. Clípeo con un reborde triangular muy proyectado. Labro subrectangular (Fig. 142: 70). Hembras con un par de fosetas dorsales en los élitros y metatrocánteres muy alargados (Fig. 142: 69, 71). Longitud < 1,6 mm..... *M. carmenae* (Zaballos & Ruíz-Tapiador, 1995) (pág. 154).
- Clípeo con un reborde triangular bajo, poco proyectado. Labio fuertemente escotado (Fig. 142: 72). Hembras sin fosetas dorsales en los élitros y metatrocánteres angulosos, no alargados (Fig. 142: 73, 74). Longitud > 1,6 mm..... *M. farinosae* (Zaballos & Ruíz-Tapiador, 1997) (pág. 158).
30. Grupo posterior de la serie umbilicada con dos setas (4+2) (Fig. 141: 33)..... 31
- Grupo posterior de la serie umbilicada con una seta (4+1 o 3+1) (Fig. 141: 34, 36) 37
31. Hembras con un par de fosetas profundas, simples, en el primer ventrito (Fig. 143: 75) 32
- Hembras con un par de fosetas profundas, dobles, en el primer ventrito (Fig. 143: 76, 77) 35

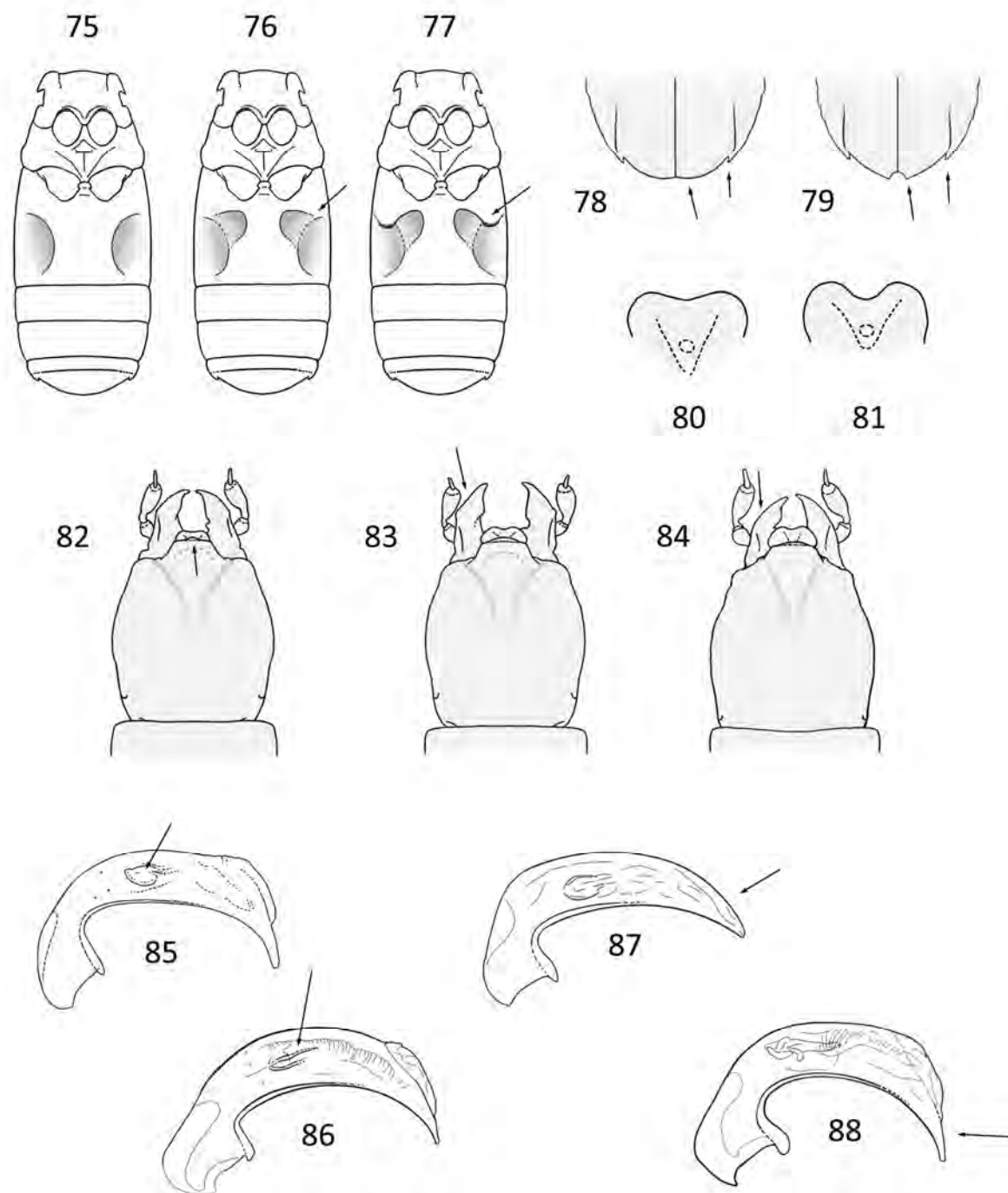
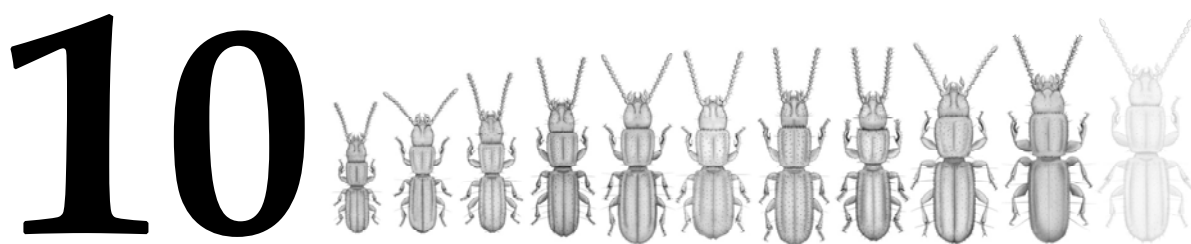


Fig 143. 75-77.- Fosetas ventrales en las hembras: 75.- foseta profunda, simple; 76.- foseta profunda, doble; 77.- foseta profunda, doble y con el margen anterior proyectado hacia atrás. 78.- Margen posterior de los élitros con dentículos asociados a la 7ª estría y sin dentículos suturales. 79.- Margen posterior de los élitros con dentículos asociados a la 7ª estría y dentículos suturales. 80.- Labro suavemente escotado. 81.- Labro fuertemente escotado. 82.- Cápsula cefálica de *M. estrellae*. 83.- Cápsula cefálica de *M. bullaquensis*. 84.- Cápsula cefálica de *M. intermedius*. 85.- Edeago de *M. belenae*. 86.- Edeago de *M. jeannei*. 87.- Edeago de *M. intermedius*. 88.- Edeago de *M. bullaquensis*.

- 32.** Margen posterior de los élitros con un par de dentículos asociados a la 7ª estría; dentículos suturales ausentes (Fig. 143: 78) *M. toribioi* (Ortuño, 1988) (pág. 131).
- Margen posterior de los élitros con dos pares de dentículos: un par asociado a la 7ª estría y un par sutural (anguloso o apuntado) (Fig. 143: 79) 33
- 33.** Clípeo fuertemente curvado (Fig. 141: 7) 34
- Clípeo con un reborde expandido en una pequeña proyección triangular, sin extenderse en toda su anchura (Fig. 143: 82) *M. estrellae* (Zaballos & Ruíz-Tapiador, 1997) (pág. 164).
- 34.** Labro muy escotado (Fig. 143: 81). Pronoto con 2-3 dentículos en los ángulos posteriores, leves. Piezas del endofalo en forma de “sillín de bicicleta” (Fig. 143: 85)..... *M. belenae* (Zaballos, 1983) (pág. 121).
- Labro levemente escotado (Fig. 143: 80). Pronoto con 3-5 dentículos en los ángulos posteriores, leves. Piezas del endofalo en forma de “C” (Fig. 143: 86).....*M. jeannei* (Zaballos, 1989) (pág. 138).
- 35.** Hembras con un par de fosetas profundas dobles, margen anterior no proyectado (Fig. 143: 76)..... 36
- Hembras con un par de fosetas profundas dobles, margen anterior proyectado hacia atrás en un saliente cubierto de microrreticulación escamosa (Fig. 143: 77).....*M. amara* sp.n. (pág. 295).
- 36.** Machos con mandíbulas robustas, con el margen exterior suavemente curvado, no anguloso (Fig. 143: 84). Edeago falciforme robusto, lámina basal suavemente curvada (Fig. 143: 87). Longitud 1,2-1,3 mm
..... *M. intermedius* (Zaballos, 1986) (pág. 125).
- Machos con mandíbulas robustas, con el margen exterior anguloso (Fig. 143: 83). Edeago falciforme, robusto y alto, lámina basal fuertemente curvada (Fig. 143: 88). Longitud 1,4-1,6 mm.....
..... *M. bullaquensis* (Zaballos & Ruíz-Tapiador, 1997) (pág. 168).
- 37.** Élitros con serie umbilicada 4+1 (Fig. 141: 34). Longitud 1,7-1,9 mm
..... *M. elenae* (Serrano & Aguiar, 2002) (pág. 208).
- Élitros con serie umbilicada 3+1 (Fig. 141: 36). Longitud 1,1-1,3 mm
..... *M. carpetanus* (Zaballos, 1989) (pág. 134).



Biología



Biogeografía y distribución

10.1. SOBRE EL RENDIMIENTO DE LOS MUESTREOS

La subtribu Typhlocharina parece ser el grupo de Anillini más común de la península Ibérica y se capturan con más frecuencia que otros géneros presentes, como *Geocharis*, *Hypotyphlus*, *Iberanillus* o *Microtyphlus* (ej. ESPAÑOL, 1971; HERNANDO & FRESNEDA, 1993; TORIBIO & BELTRÁN, 1993; ORTUÑO, 1997; HERNANDO, 2000; VIVES ET AL., 2002; ZABALLOS, 2005; ORTUÑO & SENDRA, 2007, 2011; SERRANO & AGUIAR, 2004, 2011, 2012). Los datos disponibles indican que es un grupo muy extendido y, localmente o en determinadas condiciones, algunas poblaciones son muy abundantes (con capturas de cientos de ejemplares, ej. PÉREZ-GONZÁLEZ *et al.*, 2013).

Sin embargo, conseguir ejemplares de Typhlocharina sigue siendo difícil. La tasa de éxito en los muestreos realizados durante este trabajo es de un 34 %, aproximadamente (Tabla I, Apéndice I), es decir 7 de cada 10 muestreos son infructuosos. El éxito está condicionado por diversos factores (grado de humedad, época del año, condiciones microambientales, tipo de sustrato, lugar concreto donde se tome la muestra, azar, etc.), cuya influencia sigue siendo desconocida o infravalorada en muchos casos. En la Fig. 144 se compara el número total de localidades muestreadas con aquellas en las que se ha detectado presencia de Typhlocharina y permite hacerse una idea del rendimiento general de los muestreos.

Hemos comprobado que los muestreos, por sí solos, ofrecen poca información sobre los factores que determinan la presencia/ausencia de Typhlocharina y un muestreo infructuoso no implica la ausencia de ejemplares en una determinada localidad. Un buen ejemplo es la localidad de Puerto de los Reventones, muestreada en 4 ocasiones (22-3-2012; 24-4-2012, 8-6-2012 y 22-11-2012), con drásticas diferencias en el número de ejemplares capturados (desde un sólo ejemplar a más de mil, incluyendo un muestreo infructuoso exactamente en el mismo punto en el que se capturaron los otros ejemplares). A este respecto, la optimización de las técnicas de lavado y, particularmente, el uso de tul de nailon de hilo único (ver Capítulo 2) han supuesto un gran avance en el rendimiento de los muestreos, con la ventaja de poder recuperar restos inertes (cadáveres, restos parciales, etc.). Estos restos pasan desapercibidos con otras técnicas (por ej. no caen en el aparato de Berlese), pero marcan la diferencia entre detectar o no la

presencia de *Typhlocharina* en una determinada localidad (puntos en rojo en la Fig. 144 B, ver Tabla I, Apéndice I).

10.2. ÁREA DE DISTRIBUCIÓN CONOCIDA

La subtribu *Typhlocharina* es un endemismo de la zona mediterránea occidental. Los nuevos datos han permitido ampliar significativamente su distribución, duplicando prácticamente el número de localidades conocidas con presencia de estos animales (Fig. 145). Entre ellas se encuentran los primeros registros de *Typhlocharina* en las provincias de Huelva (PÉREZ-GONZÁLEZ & ZABALLOS, 2013a), Sevilla, Huesca, Tarragona y Cuenca (ver Tabla II, Apéndice I).

A nivel general, los resultados sugieren que *Typhlocharina* está muy extendida por la península Ibérica, a excepción de la meseta norte y el noroeste peninsular, donde aún no se han producido capturas (Figs. 144, 145). Es posible que el Sistema Central actúe como una barrera geográfica, pero los datos actuales son insuficientes para sacar ninguna conclusión.

La mayor parte de las nuevas localidades han contribuido a “rellenar huecos” en los que la distribución del grupo era predecible a partir de datos previos, como la zona suroccidental de la península Ibérica. Sin embargo, las capturas en la zona noreste de la península (material de C. Andújar) han supuesto una extensión considerable de la distribución del grupo conocida en esta región (ZABALLOS, 1986a; ZABALLOS & WRASE, 1998) y demuestran que su presencia es más común de lo que se pensaba en esta parte de la península Ibérica.

Los nuevos datos muestran, también, nuevos casos de especies con una amplia distribución. Tradicionalmente, se ha considerado que este tipo de fauna tendría una capacidad de dispersión limitada y, por lo tanto, se podría esperar una gran cantidad de microendemismos (ZABALLOS & BANDA, 2001; ORTUÑO & GILGADO, 2011). En los últimos años, se ha comprobado que especies como *T. silvanoides*, *T. armata*, *M. carpetanus*, *M. portilloi* o *M. elenae* tienen una distribución amplia que abarca un radio de varios cientos de kilómetros (ZABALLOS, 1989b, 1991; PÉREZ-GONZÁLEZ & ZABALLOS, 2010b, 2011b; ORTUÑO & GILGADO, 2011; PÉREZ-GONZÁLEZ *et al.*, 2013c). Ahora sabemos que esto también ocurre con *M. diecki*, *M. cf. elenae*, *M. sp. 15 aff. gonzaloi* y *M. sp. 19 aff. toletanus* (ver Tabla II, Apéndice I) y parece ser una circunstancia bastante extendida en el grupo. Esta ha sido, precisamente, una de las causas que han dificultado la identificación taxonómica del material de nueva captura ya que, en ocasiones, las diferencias morfológicas entre poblaciones con características similares (que pueden pertenecer o no a una sola especie) son cuestión de grado y una gran distancia geográfica entre poblaciones no es garantía de especies distintas.

10.3. PATRONES BIOGEOGRÁFICOS

El rango de distribución de *Typhlocharina* es relativamente amplio (Fig. 145). No hay que olvidar que son animales endógeos de menos de 2 mm y con unas proporciones corporales inadecuadas para cubrir grandes distancias o realizar desplazamientos rápidos. ¿Cómo se puede explicar esta aparente contradicción? ¿Es posible que hayan colonizado una extensión tan amplia por sí mismos? ¿Han intervenido otros fenómenos de dispersión?

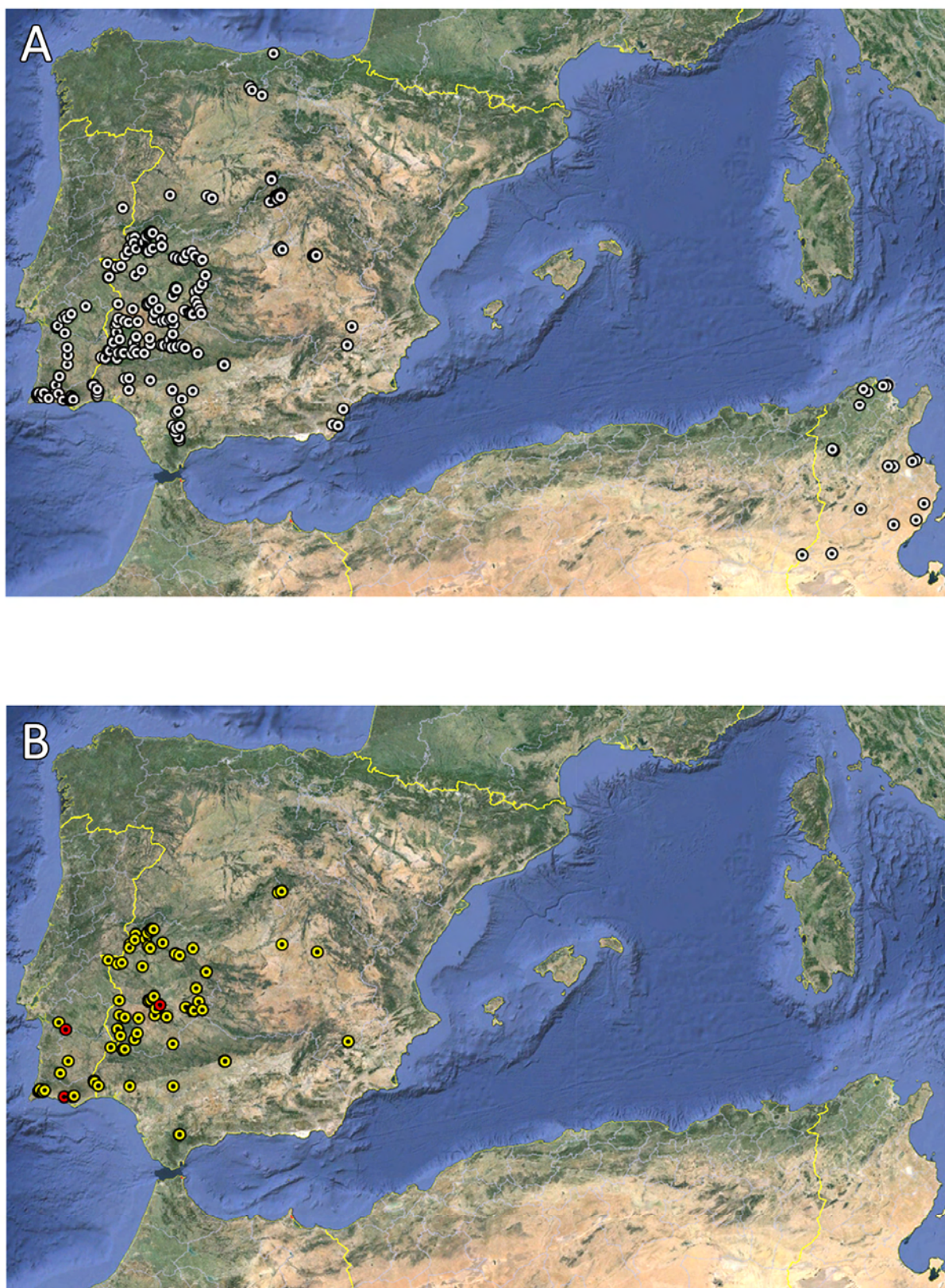


Fig. 144. Rendimiento de los muestreos. A.- Mapa de localidades muestreadas (Tabla I, Apéndice I). B.- Mapa de las localidades muestreadas con presencia de *Typhlocharina*. Los puntos rojos indican detección de presencia exclusivamente a partir de restos inertes (ver texto).

En primer lugar, hay que tener en cuenta el desplazamiento aleatorio (movimiento browniano) de los individuos de una población (ORTUÑO & GILGADO, 2011). Asumiendo una hipotética dispersión poblacional de 1m por año (algo perfectamente posible a la escala de este tipo de fauna), es posible abarcar 1000 km (aproximadamente la distancia entre los límites de distribución del grupo) en sólo un millón de años. Este tipo de dispersión es poco probable, ya que requiere una conexión completa entre los ambientes y un desplazamiento homogéneo de las poblaciones, pero las estimaciones implican que la antigüedad de *Typhlocharina* es suficiente como para que los procesos naturales de desplazamiento aleatorio de los individuos hayan permitido expansiones a grandes distancias.

En segundo lugar, están los fenómenos de dispersión pasiva por eventos externos. La hipótesis de dispersión por hidrocoria (ORTUÑO & GILGADO, 2011; PÉREZ-GONZÁLEZ & ZABALLOS, 2011b), establece que los efectivos de una población pueden dispersarse “aguas abajo” en una cuenca hidrográfica por eventos puntuales (crecidas de ríos, arroyos, torrenteras, etc.), fundando nuevas colonias que, además, podrían extenderse hacia las cuencas hidrográficas adyacentes por movimiento browniano. Esta hipótesis es congruente con los datos disponibles y algunos clados tienen distribuciones claramente asociadas a cuencas hidrográficas. Uno de los mejores ejemplos es *M. diecki*²¹ (Fig. 146 C), del que se tiene representación genética de 7 poblaciones repartidas en un rango de aproximadamente 300 km a lo largo de la cuenca del Ebro. Sin embargo, todas ellas tienen una distancia genética muy pequeña y las poblaciones de los tramos bajos de la cuenca del Ebro (Tarragona) están más relacionadas entre sí que con las poblaciones de los tramos altos (Navarra) (ver Fig. I, Apéndice II.IV). Esto sugiere una expansión reciente en un periodo de tiempo breve, con un flujo genético unidireccional (“aguas abajo”).

Los complejos de especies encontrados, morfológicamente muy semejantes pero con cierta diversidad o plasticidad fenotípica, también son esperables por los procesos de deriva genética y efecto fundador facilitados por este tipo de dispersión (ORTUÑO & GILGADO, 2011).

En tercer lugar, la distribución de los tres géneros es coherente con las hipótesis de JEANNE (1973) y ZABALLOS, (1989b) de linajes asociados a macizos geológicos.

Lusotyphlus **gen. nov.** y *Typhlocharis* **comb. nov.** se ajustan bien a la hipótesis de un origen bético-rifeño (JEANNEL, 1963; ZABALLOS & FARINÓS, 1995; ANDÚJAR *et al.*, 2008; SERRANO & AGUIAR, 2008a). *Lusotyphlus* **gen. nov.** está restringido al extremo suroeste de la península Ibérica (Fig. 146 A) y *Typhlocharis* **comb. nov.** se extiende por la mitad sur de la península Ibérica y en algunos puntos del norte de África (Marruecos) (Fig. 146 B).

Microcharidius **comb. nov.** se distribuye en la mayor parte de la península Ibérica y algunas localidades de Túnez (Fig. 146 C), y estaría vinculado a los macizos Lusitano y Numídico (JEANNE, 1973; ZABALLOS, 1989b). Los distintos clados parecen tener una distribución bien definida y se reconocen dos patrones:

- Clados de distribución oriental: **clados *diecki*, *outereloi* y *monasticus*** (Fig. 146 C). Tienen menor diversidad y las especies ocupan territorios más extensos (ver Tabla II, Apéndice I).
- Clados de distribución occidental: **clados *gomezi*, *quadridentatus* y *belenae*** (Fig. 146 C). Tienen mayor diversidad y las especies ocupan territorios más limitados

²¹ La descripción original de la especie menciona su captura “después de inundaciones” (EHLERS, 1883; ZABALLOS, 1986a).

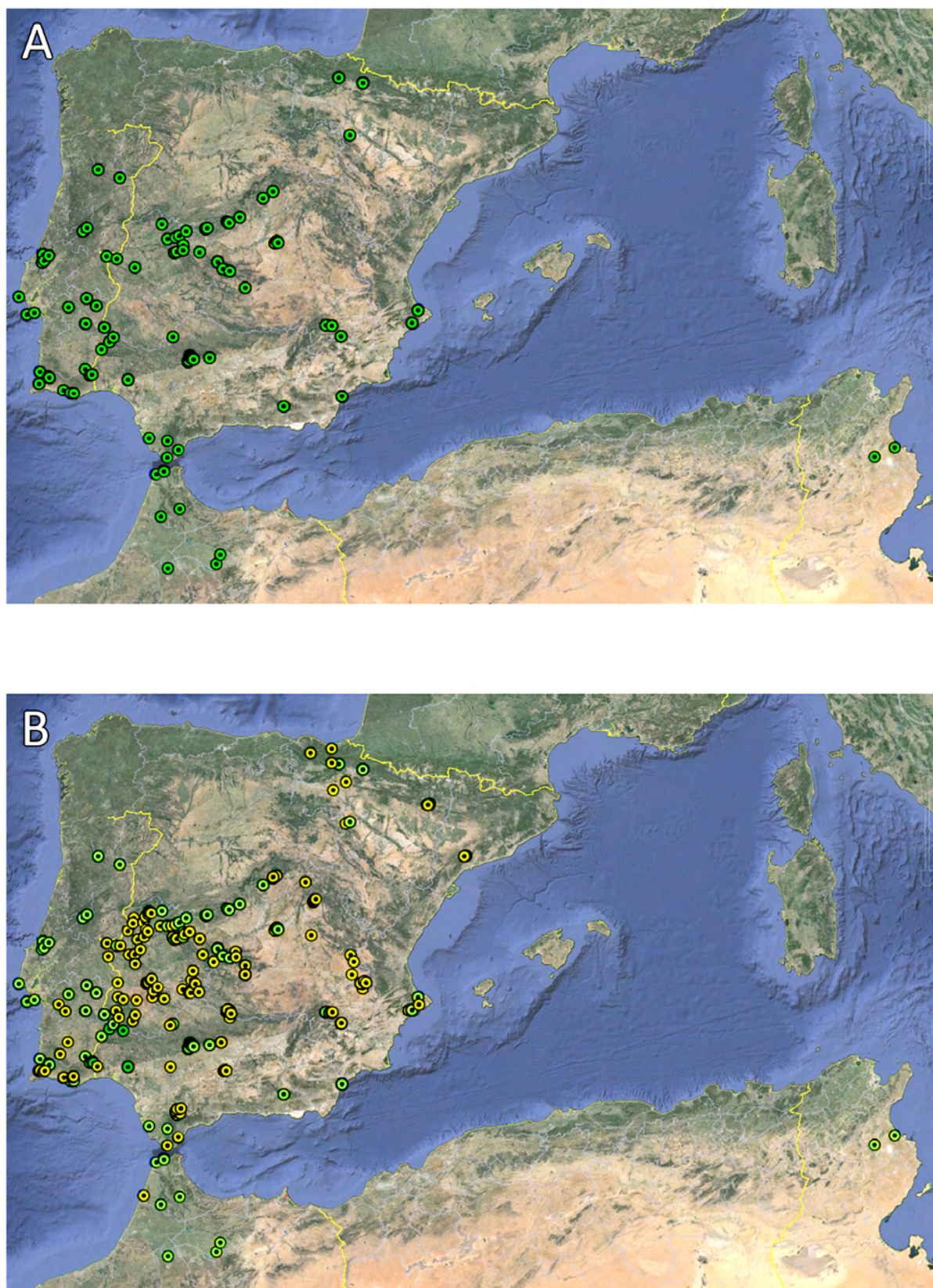


Fig. 145. Distribución de *Typhlocharina*. A.- Mapa de distribución de las especies descritas, datos previos al presente trabajo. B.- Mapa de distribución actualizado con los datos de este estudio. En verde, las localidades conocidas previamente, en amarillo las localidades nuevas (ver Tabla II, Apéndice I).

(ver Tabla II, Apéndice I). La mayor diversidad se concentra en la zona suroccidental de la península Ibérica.

Estos patrones podrían explicarse teniendo en cuenta la influencia de la hidrocoria y el hecho de que la altitud media de la península Ibérica es mucho mayor en la zona oriental que en la zona occidental (MAPA DE LA PENÍNSULA IBÉRICA, BALEARES Y CANARIAS, SERVICIO GEOGRÁFICO DEL EJÉRCITO, escala 1:800.000).

El flujo del agua establece una direccionalidad para los eventos de dispersión desde las zonas altas a las zonas bajas. Por lo tanto, la zona oriental (más elevada) actuaría como área “de origen”. La menor diversidad de especies que se observa en esta región sugiere eventos dispersivos moderados en los que prevalecería la expansión brownioide en un continuo de medios endógeos. De esta manera, las poblaciones se mantendrían relativamente comunicadas, dificultando el aislamiento necesario para los procesos de especiación alopátrida. Un buen ejemplo de esto se observa en las poblaciones de los complejos de especies de *M. gonzaloi* y especies afines, y *M. toletanus* y especies afines (**clado *outerloii***), muy uniformes genética y morfológicamente pero distribuidas en una zona muy amplia (ver Tabla II, Apéndice I, y Fig. I, Apéndice II.IV).

Por otro lado, la zona suroccidental, más baja, actuaría como área sumidero. Las diferencias de altitud favorecerían los eventos de dispersión hacia el oeste. La mayor diversidad de especies sería resultado de varias colonizaciones independientes (ORTUÑO & GILGADO, 2011). Distintas oleadas dispersivas explicarían, también, la frecuente coexistencia de especies de los **clados *gomezi*, *quadridentatus* y *belenae*** y el solapamiento de sus áreas de distribución (Fig. 146 C), presumiblemente por haber utilizado las mismas vías de dispersión. El relieve en esta región está muy influido por las cuencas hidrográficas del Tajo y el Guadiana (y en menor medida, el Guadalquivir), como resultado del basculamiento de la península Ibérica durante el Plioceno (ALONSO-ZARZA *et al.*, 2004). Los resultados sugieren que la diversificación en los **clados *gomezi*, *quadridentatus* y *belenae*** es anterior a este evento y se produjo durante el Oligoceno (Fig. 126, Capítulo 5), pero la apertura de estas cuencas hacia el Atlántico parece haber desempeñado un papel importante en la expansión de estos clados hacia el oeste, cuya distribución actual se correlaciona muy bien con ellas (Fig. 146 C). Esto es especialmente claro en el **clado *belenae***, donde la mayor parte de sus poblaciones parecen alinearse a lo largo de las cuencas del Tajo y el Guadiana (Fig. 146 C).

Finalmente, hay que mencionar algunos casos de distribuciones que resultan inusuales en el grupo:

El **clado *monasticus*** tiene la distribución más septentrional de Typhlocharina (Fig. 146 C) y es el único clado de Typhlocharina que se encuentra en zonas con clima oceánico, habitando ambientes como praderas subalpinas o bosques caducifolios (ZABALLOS & WRASE, 1998; HERNANDO *et al.*, 2006).

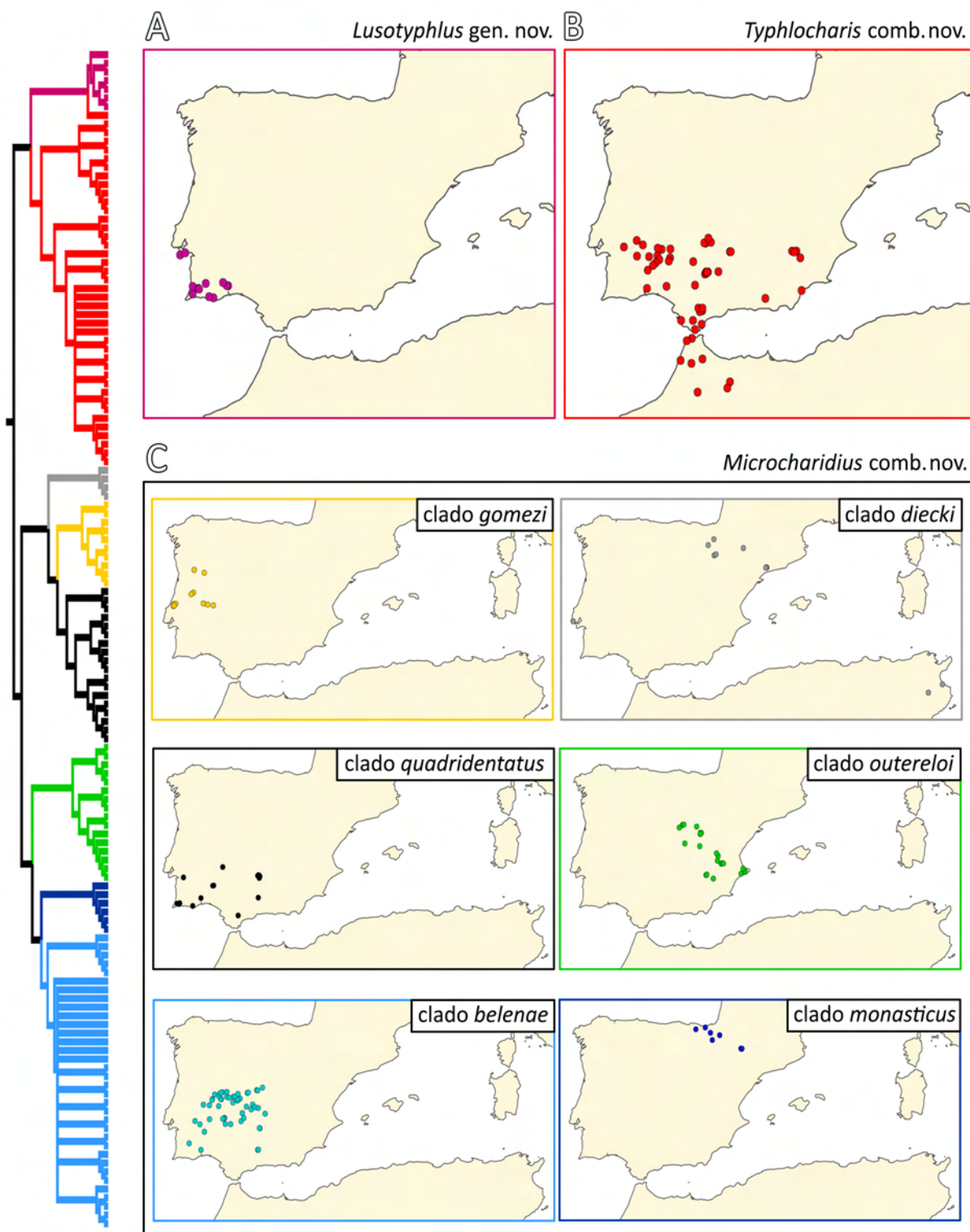
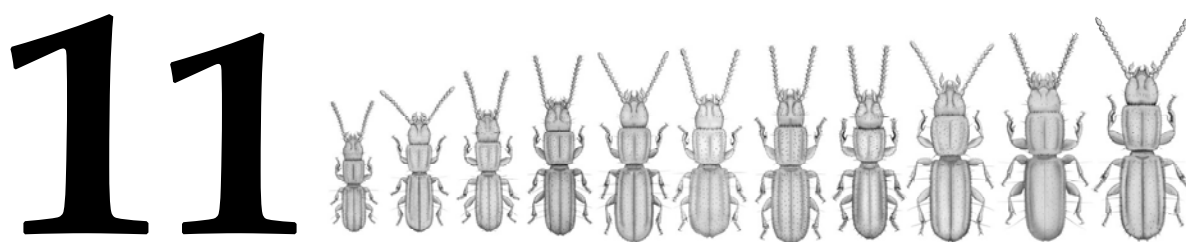


Fig. 146. Patrones de distribución en Typhlocharina. A.- Distribución de *Lusotyphlus* **gen. nov.** B.- Distribución de *Typhlocharis* **comb. nov.** C.- Distribución de los distintos clados de *Microcharidius* **comb. nov.** (nótese el sesgo entre patrones orientales y occidentales). Filogenia mostrada según el árbol BI de evidencia total (Fig. 128).

La presencia de *M. santschii* en Túnez es llamativa por su lejanía respecto al resto de *Microcharidius* **comb. nov.** (Fig. 146 C) y porque las especies más afines morfológicamente (de los **clados** *diecki* y *outereloi*, ver Capítulos 6 y 9) se distribuyen en la zona oriental de la península Ibérica. Este patrón sugiere varias interpretaciones:

- Colonización antigua por conexiones paleogeográficas directas a través de la cuenca seca del Mediterráneo durante el Messiniense (Mioceno Superior, 7,2-5,3 m.a) (HSÜ, 1983; HILGEN *et al.*, 2000; ROUCHY & CARUSO, 2006). Esta hipótesis es coherente con el hábitat actual de la especie en suelos salinos y asociada a plantas halófilas (NORMAND, 1915), el tipo de entorno que, probablemente, se daba en los espacios abiertos tipo estepa de la cuenca Mediterránea durante la crisis Messiniense (FAVRE *et al.*, 2007; JIMÉNEZ-MORENO *et al.*, 2007).
- Expansión gradual a través del Norte de África desde el macizo Bético-Rifeño (JEANNEL, 1936). No disponemos de evidencias directas a favor de esta hipótesis. Los otros Typhlocharina norteafricanos son del género *Typhlocharis* **comb. nov.** y están muy alejados geográficamente (Marruecos). Sin embargo, *Pseudanillus* Bedel, 1896, otro Anillini del norte de África que potencialmente ocupa los mismos hábitats que *Microcharidius* **comb. nov.** y *Typhlocharis* **comb. nov.**, se distribuye en Túnez, Argelia y Marruecos (JEANNEL, 1963; ZABALLOS & BANDA, 2000).
- Eventos recientes con dispersión a través del mar. Nunca se han encontrado Typhlocharina en zonas como Sicilia o el sur de Italia a pesar de ser regiones bien conocidas entomológicamente. Estas regiones estuvieron en contacto con Túnez durante el Mioceno (JEANNEL, 1936; AZZAROLI & GUAZONE, 1979) y posiblemente el Plesitoceno (JEANNEL, 1936; STÖCK *et al.*, 2008), lo que implica que la presencia de *M. santschii* en Túnez puede ser reciente, posterior al aislamiento entre estas zonas. No tenemos datos moleculares de *M. santschii* que permitan estimar el tiempo de divergencia con las especies afines, pero la dispersión a través del mar parece haber ocurrido en otros Anillini (ANDÚJAR *et al.*, 2016). Es posible que poblaciones de *Microcharidius* **comb. nov.** de la costa oriental de la península Ibérica hayan llegado de esta forma al norte de África a través del flujo de corrientes marinas en el Mediterráneo (EL-GEZIRY & BRYDEN, 2010). Además, hay evidencias de cierta tolerancia al agua salada en estos animales (ver Capítulo 11).

M. rochapiteae también tiene una distribución muy atípica (Fig. 146 C). Todas las especies afines a ella se encuentran en la zona oriental de la península Ibérica o en Túnez pero *M. rochapiteae* sólo se conoce en Lisboa. Es notable que Lisboa ha sido una zona portuaria de gran trascendencia histórica desde la época de los fenicios (PELLICER-CATALÁN, 1998) y no puede descartarse el efecto de la acción humana como explicación para esta circunstancia.



Sobre la biología del grupo

A lo largo de este trabajo se han acumulado una serie de datos que permiten enriquecer los escasos conocimientos disponibles sobre la biología de Typhlocharina y confirmar algunos de los experimentos e hipótesis que se han llevado a cabo en este campo (ORTUÑO, 2000). La información obtenida en los muestreos y el examen de un vasto número de ejemplares han resultado valiosos para el conocimiento de la variabilidad intraespecífica en diversas poblaciones, la coexistencia de diferentes especies o la abundancia puntual de individuos. La diversidad y abundancia del grupo sugiere un papel ecológico potencialmente importante, no valorado hasta la fecha, que en determinadas localidades representa un buen porcentaje de la fauna endógena recuperada. También se han encontrado casos de teratologías e infestaciones parasitarias. Con los ejemplares capturados vivos hemos planteado experimentos preliminares de mantenimiento en cautividad. Esto ha permitido esclarecer algunos aspectos de su biología, como la capacidad de supervivencia, interacción social o dieta, todos ellos ampliamente desconocidos.

En este capítulo se presenta, analiza y valora la información obtenida al respecto. Con ello, la subtribu Typhlocharina constituye el grupo de Anillini modelo para comprender mejor el modo de vida de estos animales.

11.1. VARIABILIDAD INTRAESPECÍFICA (Modificado de PÉREZ-GONZÁLEZ *et al.*, 2013)

Disponemos de datos sobre variabilidad intrapoblacional en *Typhlocharis armata*, *T. silvanoides*, *T. deferreri*, *T. prima*, *T. secunda*, *T. tertia*, *T. quarta*, *T. acutangula*, *T. mixta*, *Microcharidius baeticus*, *M. scrofa*, *M. tetramerus* y *M. zaballosi* (ZABALLOS & PÉREZ-GONZÁLEZ, 2010b, 2011a,b; PÉREZ-GONZÁLEZ & ZABALLOS, 2013a; PÉREZ-GONZÁLEZ *et al.*, 2013; SERRANO & AGUIAR, 2014), más los obtenidos durante este trabajo en *T. coenobita* **sp.n.**, *M. diecki*, *M. cf. crespoi*, *M. daemoniacus* **sp.n.**, *M. cf. gonzaloi*, *M. sp. 16 aff. toletanus*, *M. sp. 17 aff. toletanus*, *M. sp. 18 aff. toletanus*, *M. sp. 19 aff. toletanus*, *M. toletanus*, *M. portilloi*, *M. cf. farinosae* y *M. cf. elenae*.

Las poblaciones presentan cierto grado de variabilidad habitual, que se expresa generalmente en una serie de caracteres propensos a un alto grado de homoplasia. Este tipo de variaciones se pueden agrupar en dos categorías:

- **Diferencias individuales en forma, tamaño y proporciones.** Las estructuras más proclives a ligeras variaciones entre individuos son el labro, el clípeo, las mandíbulas (especialmente los denticulos terebrales), el labio (epilobios y diente medio), el pronoto (forma general, hiato medial, denticulos posterolaterales y ángulos posteriores), los élitros (órgano transversal escutelar, ojales, denticulos laterales y denticulos apicales), las patas (ángulo interno de los fémures) y el abdomen (espacio intermetacoxal). Estas diferencias suelen ser sutiles y graduales (como por ejemplo el grado de desarrollo de los denticulos). Dentro de una población, los extremos de la variabilidad de un determinado carácter pueden solapar con el rango de variabilidad de dicho carácter entre diferentes especies, lo que puede ser problemático para la diferenciación de especies cuando afectan a caracteres útiles en la sistemática (como el pronoto o el ápice de los élitros). Las diferencias de tamaño también resultan engañosas. Un buen ejemplo es *T. mixta*, donde es fácil que individuos virtualmente idénticos tengan diferencias de tamaño de hasta un 20% de su longitud.
- **Alteraciones en la quetotaxia.** Si bien los patrones de quetotaxia son relativamente fijos, la presencia de setas desplazadas, más largas/más cortas de lo habitual, ausentes o supernumerarias es frecuente. Los patrones generales para una especie deben establecerse por el patrón promedio obtenido a partir de diferentes individuos. Aunque las alteraciones son habituales, raramente coinciden en diferentes individuos y es fácil detectar las anomalías. Las más afectadas son la quetotaxia del labio, del prebasilar, de la cápsula cefálica y de los márgenes anterior y posterior del pronoto. Las *sensilla coeloconica* de las antenas también son propensas a las alteraciones, pero habitualmente afectan solo a una de las antenas. Las anomalías de la serie umbilicada (ver Capítulo 6) entran en esta categoría.

Ninguna de estas variaciones se correlaciona con el sexo del individuo, ya que afectan a machos y hembras en proporciones similares.

11.2. TERATOLOGÍAS

Las teratologías en Coleoptera son bien conocidas y se han registrado en diversas familias como Tenebrionidae, Lucanidae, Scarabeidae, Staphylinidae, Cerambycidae, Chrysomelidae o Carabidae (ej. BALAZUC, 1948; 1969; GAMARRA & OUTERELO, 1986; ORTUÑO & ZABALLOS, 1988; ORTUÑO & HERNÁNDEZ, 1993; ORTUÑO & VIQUE, 2007; CARUSO & SAVINI, 2012). En Typhlocharina se han descrito muy pocos casos (ZABALLOS & PÉREZ-GONZÁLEZ, 2011b; PÉREZ-GONZÁLEZ & ZABALLOS, 2013a, 2013c; PÉREZ-GONZÁLEZ *et al.*, 2013). Este tipo de alteraciones morfológicas son infrecuentes: en las poblaciones estudiadas con series amplias se dan en menos del 1% de los ejemplares observados. A lo largo de este trabajo se han documentado varios ejemplares con anomalías que pueden incluirse en las siguientes categorías (nomenclatura según BALAZUC, 1948):

- **Asimetrías leves:** extendidas en todo el grupo, los casos más claros se han observado en *T. mixta*, *T. prima* y *M. tetramerus* (PÉREZ-GONZÁLEZ & ZABALLOS, 2013a, 2013c; PÉREZ-GONZÁLEZ *et al.*, 2013). Son relativamente comunes en el pronoto y el ápice de los élitros (Fig. 147 A, B) y, generalmente, se manifiestan como diferencias en el número y grado de desarrollo de los denticulos (Fig. 147 A2, B2-4). En ocasiones afectan a la forma general (Fig. 147 A1, B1, 4).
- **Hemiatrofia cefálica** en *T. coenobita* **sp. n.** (Fig. 147 C). En uno de los ejemplares (hembra), la cápsula cefálica aparece deformada y contraída en el lateral derecho y

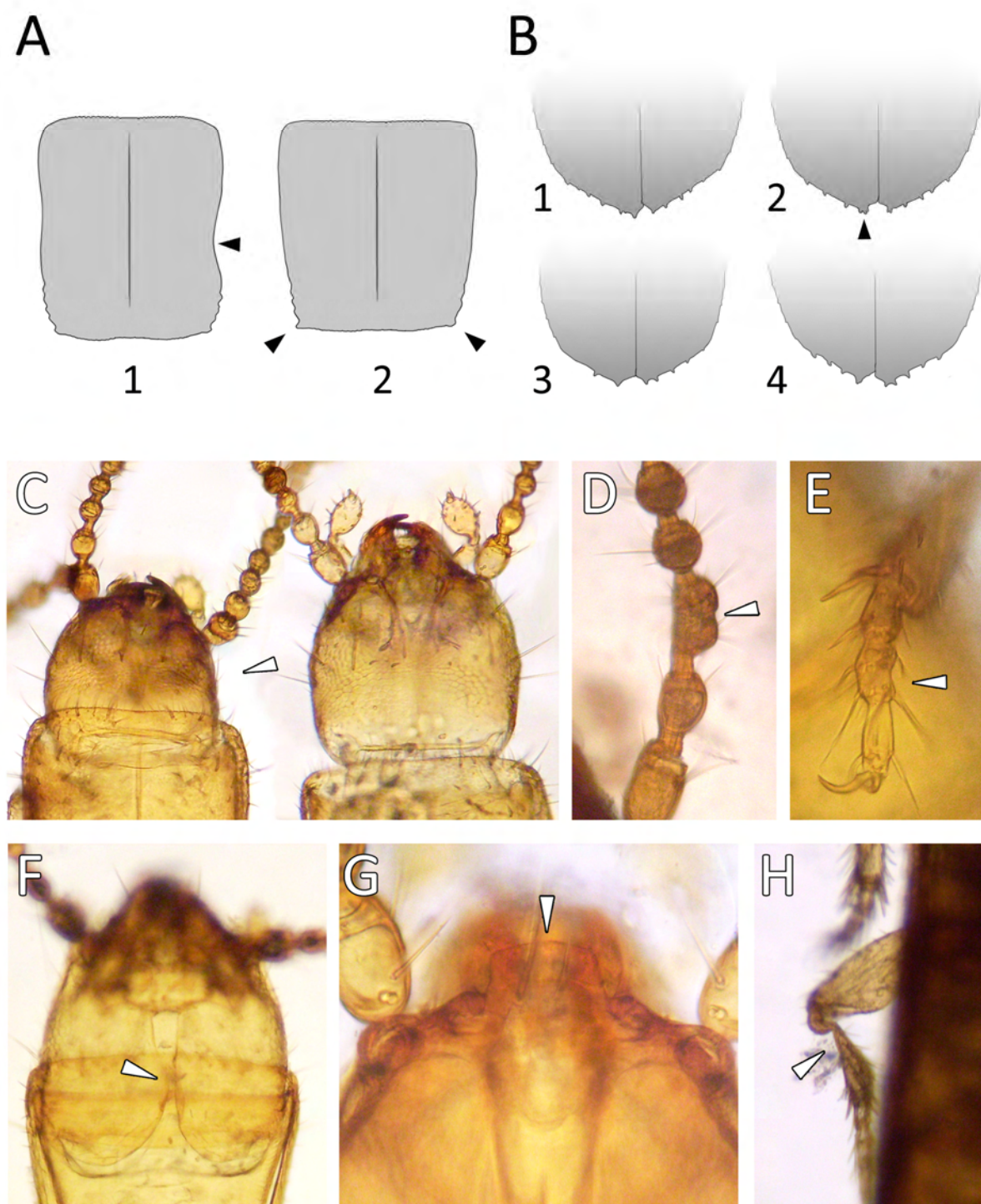


Fig. 147. Teratologías observadas en los ejemplares estudiados (anomalía señalada con flechas). A.- Asimetrías del pronoto en *T. mixta*, 1- deformación del margen derecho, 2- asimetrías en los denticulos posteriores. B.- Asimetrías del ápice elitral en *T. mixta*, 1- asimetría de forma, 2- denticulos bífidos o fusionados, 3- diferencias en el número de denticulos, 4- diferencias en forma y número de denticulos. C.- Hemiatrofia cefálica en una hembra de *T. coenobita* **sp.n.** (a la derecha, hembra normal). D.- Sinfisoceria unilateral en un macho de *T. prima* (fusión de antenómeros 3º y 4º). E.- Sinfisopodia unilateral en el metatarso de una hembra de *T. coenobita* **sp.n.** (fusión anómala de los tarsómeros 2º, 3º y 4º). F-H. Displasias: F.- Malformación de la cápsula cefálica afectando a la sutura de la gula en un macho de *M. sp. 21*. G.- Clípeo anomalmente estrecho en un macho de *M. baeturicus*. H.- Malformación de la metatibia izquierda en una hembra de *T. prima*.

es más pequeña de lo normal para sus proporciones corporales. El lateral derecho del pronoto se ve levemente afectado por esta teratología.

- **Sinfisoceria unilateral** en *T. prima* y *T. mixta*. Un macho de *T. prima* (Fig. 147 D) presenta los antenómeros 3º y 4º de la antena derecha parcialmente fusionados; el antenómero 4º no tiene pedúnculo y ambos están unidos por el cuerpo, manteniendo la quetotaxia habitual. El resto de antenómeros no se ve afectado y la antena izquierda tiene aspecto normal. En 5 ejemplares de *T. mixta* se han observado anomalías similares, afectando a los antenómeros 3º-4º, 5º-6º, 9º-10º y 10º-11º.
- **Sinfisopodia metatarsal unilateral** en *T. coenobita* **sp. n.** (Fig. 147 E). El metatarso izquierdo de una hembra presenta una fusión anormal de los tarsómeros 2º, 3º y 4º. Uno de los tarsómeros está completamente atrofiado y no es distinguible, los otros dos mantienen la quetotaxia normal pero no hay suturas entre ellos y son más cortos de lo normal. Los tarsómeros 1º y 5º no se ven afectados. El resto de los tarsos tienen el aspecto habitual.
- **Malformación de la gula** en *M. sp.* 21 (Fig. 147 F). Un macho presenta la cápsula cefálica deformada en la zona ventral. El margen posterior se extiende anormalmente hacia la zona central, afectando a la sutura de la gula, que se curva y estrangula hacia la mitad de su longitud.
- **Malformación del clipeo** en *M. baeticus* (Fig. 147 G). El clipeo de uno de los paratipos (un macho) es anormalmente estrecho, con poco más de la mitad de anchura que un clipeo normal. Sin embargo, el labio, las mandíbulas y otras estructuras adyacentes no se ven afectadas por la deformación.
- **Malformación de la metatibia** en *T. prima* (Fig. 147 H). Una hembra tiene la metatibia izquierda plegada en su zona proximal, causando una atrofia general de toda la extremidad. Las otras patas tienen aspecto normal.

Todas las teratologías observadas son relativamente “moderadas” y, a excepción de las sinfisocerias y sinfisopodias, pueden interpretarse como **displasias** (*sensu* BALAZUC (1948), es decir, malformaciones resultantes de algún defecto en la metamorfosis del imago. Dado el elevado número de ejemplares observados, es notable que no se haya encontrado ningún caso de esquistomelia, una teratología severa frecuente en Carabidae (ej. ORTUÑO & ZABALLOS, 1988; ORTUÑO & HERNÁNDEZ, 1993; ORTUÑO & VIQUE, 2007; GHANNEM *et al.*, 2015).

Finalmente, aunque no se trata de teratologías propiamente dichas, hay que mencionar los daños físicos en algunos ejemplares. No es raro encontrar individuos con extremidades amputadas, tibias, mandíbulas o antenas rotas, daños diversos en los élitros, etc. Los métodos de captura (ver Capítulo 2) hacen poco probable que estos daños sean resultado de la manipulación de los ejemplares y consideramos que se han producido de forma natural. Una de las posibles causas es la interacción antagónica con otros organismos del entorno, una idea apoyada por la observación anecdótica de una hormiga apresando con las mandíbulas la tibia de un ejemplar de *Typhlocharis* (PÉREZ-GONZÁLEZ *pers. obs.*).

11.3. VARIACIÓN INTRASEXUAL: MACHOS POLIMÓRFICOS

Se ha observado una variabilidad significativa en *M. cf. elenae* de las poblaciones de Sanlúcar de Gadiana, Mérida, Parque Natural de Cornalvo y Trujillanos. Esta especie tiene un marcado dimorfismo sexual en las proporciones corporales, como es habitual en

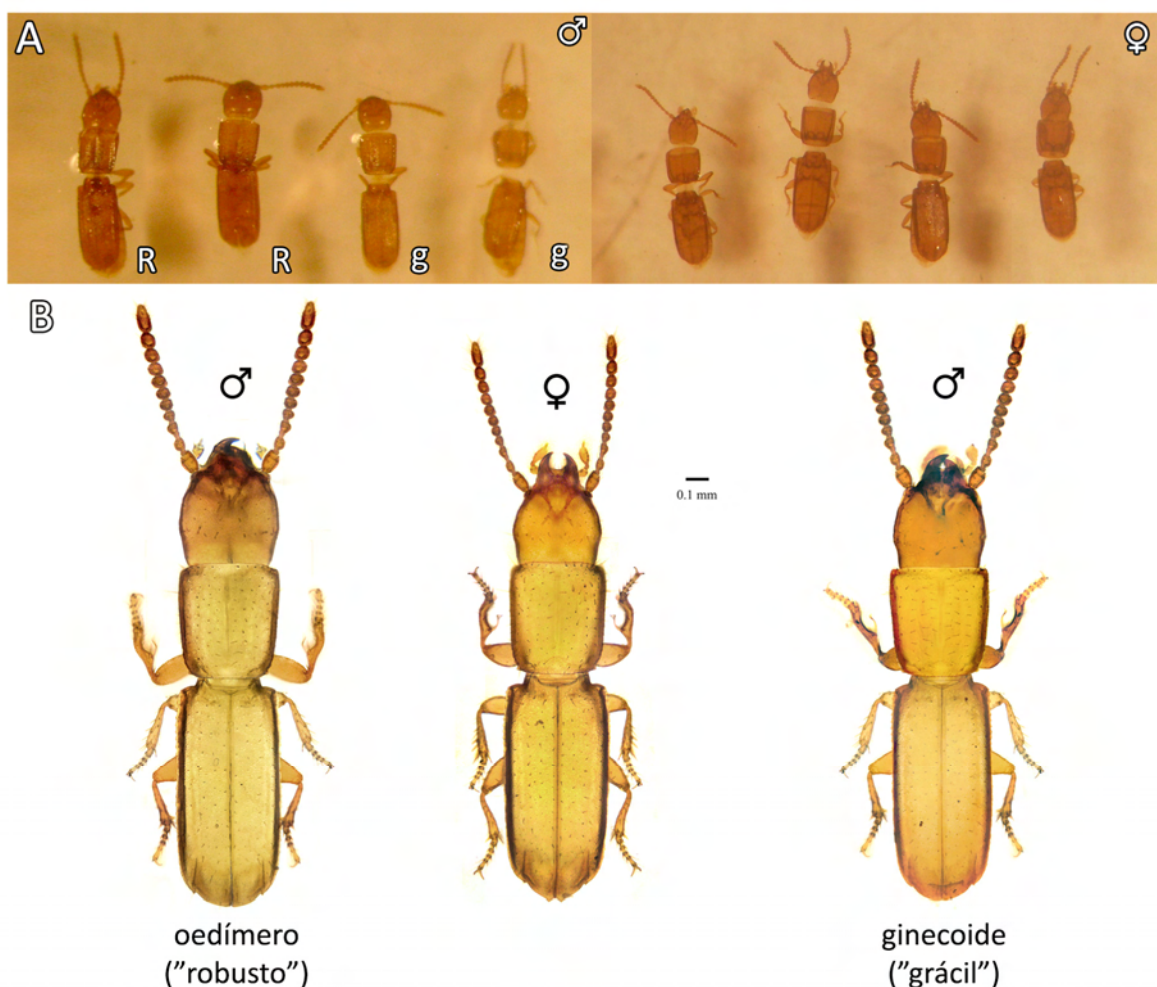


Fig. 148. Variación sexual en *M. cf. elenae* (población de Sanlúcar de Guadiana). A.- Machos (izquierda) y hembras (derecha) observados con lupa binocular. Los dos machos de la izquierda son oedímeros (“robustos”; R), los dos machos de la derecha son ginecoideos (“gráciles”; g). B.- *Habitus* de: macho oedímero, hembra y macho ginecoide.

las especies del **clado *belenae***, pero además existen notables diferencias morfológicas entre los machos, reconociéndose dos morfotipos (Fig. 148):

- **Machos oedímeros**²² (Fig. 148): “robustos”. Con los caracteres dimórficos bien definidos y proporciones que se diferencian claramente de las de las hembras; la cápsula cefálica es más grande y las mandíbulas son robustas y angulosas. En general tienen un tamaño ligeramente mayor y son algo más oscuros (más esclerotizados) que los otros individuos.
- **Machos ginecoideos** (Fig. 148): “gráciles”. Sus proporciones son semejantes a las de las hembras. Los caracteres dimórficos son menos patentes y suelen ser más claros (menos esclerotizados).

El polimorfismo en machos es conocido en otros Coleópteros (ej. JEANNEL, 1950; DAJOZ & CAUSSANEL, 1968; ZIANI & GUDENZ, 2006), pero es la primera vez que se registra esta circunstancia en Anillini. Otros géneros como *Scotodipnus*, *Dicropterus* y *Anillus* presentan variaciones similares en las proporciones de la cabeza e hipertrofia mandibular (“variaciones oediméricas”) pero no se correlacionan con ningún tipo de dimorfismo sexual y aparecen en ambos sexos, aunque los casos más extremos se dan siempre en hembras JEANNEL (1963).

²² El término oedímero *sensu* JEANNEL (1937), se usa para designar un sexo con estructuras hipertrofiadas.

11.4. INFESTACIONES DE ECTOPARÁSITOS: LABOULBENIALES

Entre las poblaciones estudiadas han aparecido, con cierta frecuencia, ejemplares infestados por hongos Laboulbeniales. Estos hongos, suelen encontrarse adheridos a los élitros o a las patas (Fig. 149) y, en menor medida, sobre el abdomen o el pronoto.

Los Laboulbeniales son un grupo muy especializado de hongos, ectoparásitos de insectos, diplópodos y ácaros (BALAZUC & JUBERTHIE, 1983; SANTAMARÍA, 2001). La mayoría de insectos parasitados son coleópteros (ej. BALAZUC, 1971a, b, 1973). SANTAMARÍA, (2001) establece que, en la península Ibérica, más del 50% de Laboulbeniales catalogados aparecen sobre Carabidae y Staphylinidae. Son conocidos por una alta especificidad con el hospedante y hay especies adaptadas a parasitar especies o géneros concretos e incluso partes determinadas del cuerpo del hospedante (SANTAMARÍA, 2001).

En Anillini se han citado casos en *Iberanillus vinyasi*, *Winklerites* spp. y *Caecoparvus* spp. (SANTAMARÍA, 1989; ROSSI & SANTAMARÍA, 2008). COIFFAIT (1971) menciona la presencia de Laboulbeniales en *L. algarvensis*. La infestación por Laboulbeniales tiene importantes implicaciones para interpretar la biología de Typhlocharina. Según SANTAMARÍA, (2001), los posibles hospedantes necesitan cumplir una serie de requisitos que los hagan susceptibles de ser parasitados:

- El hospedante debe invernar como imago (adulto).
- Las sucesivas generaciones de imagos deben solaparse en el tiempo.
- Los miembros de distintas generaciones deben copular entre sí.
- Las poblaciones de hospedantes deben ser grandes, densas y estables.
- El hospedante debe vivir, preferiblemente, en ambiente húmedo.

La evidencia disponible en Typhlocharina es coherente con estos requisitos. Hay evidencia directa para los puntos 1 y 5. Los meses invernales son propicios para la captura de Typhlocharina y habitan suelos con un alto grado de humedad (ver Capítulos 1 y 2). Los puntos 2 y 3 se ven apoyados por la captura simultánea de larvas y adultos (ARNDT *et al.*, 1999; ANDÚJAR *et al.*, 2010) que supone el solapamiento de distintas fases

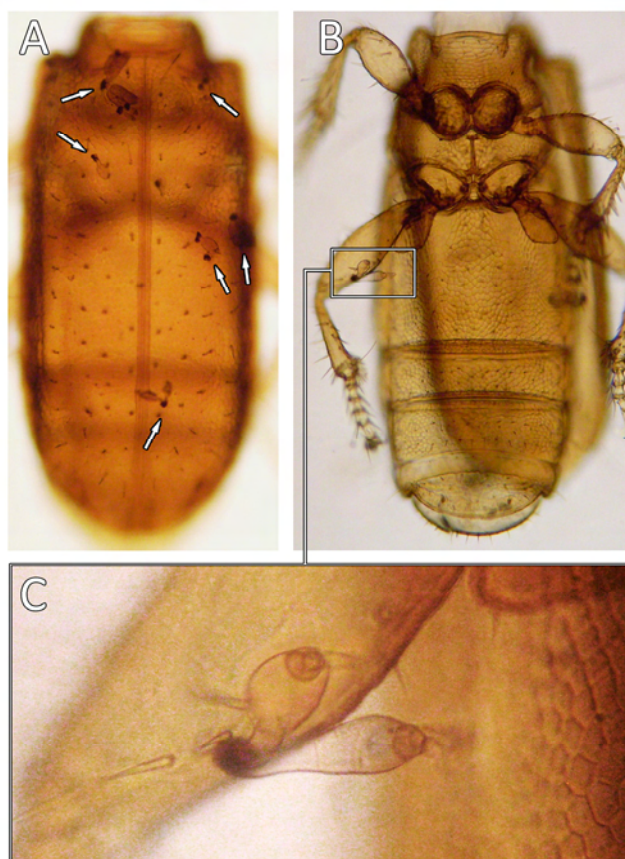


Fig. 149. Infestación de hongos Laboulbeniales: A.- *T. sp. 1 aff. armata* (La Dehesilla, Benaocaz, Cádiz): vista general de los élitros infestados. B-C.- *M. sp. 20* (Río Estena, Helechosa de Montes, Badajoz): metafémur infestado; B.- Vista general; C.- Detalle del hongo.

del ciclo vital. Se desconoce la duración generacional en *Typhlocharina*²³, pero los muestreos sugieren que hay adultos durante todo o la mayor parte del año. El punto 4 también es acorde con los datos de los muestreos, donde cada vez hay más ejemplos de capturas simultáneas de decenas o cientos de individuos (PÉREZ-GONZÁLEZ *et al.*, 2013; Tabla II, Apéndice I).

11.5. EXPERIMENTOS DE MANTENIMIENTO EN CAUTIVIDAD

La captura de ejemplares vivos ha permitido plantear cinco experimentos preliminares con los que poder hacer algunas observaciones directas y obtener nueva información sobre sus capacidades de supervivencia, comportamiento o alimentación.

Supervivencia

Experimento 1º:

Material y Métodos: Se mantuvieron 21 ejemplares: 19 adultos (12 *M. baeticus*, de Sanlúcar de Gadiana, Huelva; y 7 *T. quarta*, de Barrancos, Portugal; localidades en Tabla I, Apéndice I) y 2 larvas (presumiblemente *T. quarta*, de Barrancos) que, inicialmente, fueron distribuidos en “microcosmos” (recipientes de plástico transparente de 3,5 cm de diámetro, con tapa no perforada, Fig. 150) con papel húmedo (7 adultos), agua (7 adultos) o una fina película de agua con un terrón de suelo (5 adultos; 2 larvas). Los microcosmos se revisaban una vez cada dos o tres días y se mantuvieron en oscuridad y a temperatura estable (14°C) el resto del tiempo. Adultos y larvas se mantuvieron por separado. El objetivo de estos experimentos se limitó a comprobar la supervivencia de los individuos.

Observaciones: En los ejemplares en papel húmedo se observaron comportamientos de limpieza de antenas y sujeción al papel con las mandíbulas. Los ejemplares en agua manifestaron poca actividad, permaneciendo inmóviles la mayor parte del tiempo. Con los ejemplares mantenidos en suelo se comprobó la importancia de unas condiciones adecuadas de humedad: algunos ejemplares murieron deshidratados, mientras que otros murieron al quedar atrapados por la tensión superficial de la lámina de agua y no ser capaces de liberarse. Los microcosmos con agua tuvieron la mejor tasa de supervivencia (19 días).

Para comprobar el efecto de los microcosmos, se escogieron 4 de los ejemplares adultos de *M. baeticus* y se trasladaron, en igualdad de condiciones, a tubos de ensayo con: 1) papel seco, 2) papel húmedo, 3) agua, 4) suelo.

El ejemplar mantenido en papel seco murió deshidratado durante las primeras 24 horas. El ejemplar mantenido en papel húmedo murió al cabo de 4 días. Los ejemplares mantenidos en suelo y agua sobrevivieron 10 y 15 días respectivamente.

Las dos larvas sobrevivieron 14 días.

Experimentos 2º, 3º y 4º:

Material y Métodos: En los tres siguientes experimentos se mantuvieron 23 ejemplares adultos y 6 larvas de *M. cf. elenae* procedentes de: Sanlúcar de Gadiana

²³ La longevidad máxima registrada en cautividad es de unos 33 días (ORTUÑO, 2000), a partir de individuos adultos de edad desconocida, sumergidos en agua y privados de alimento.

(Huelva) y Mérida (Badajoz), en distintos microcosmos con terrones de suelo, separados por localidades, quedando repartidos de la siguiente manera:

- **Experimento 2:** Una tanda de dos microcosmos con ejemplares de Sanlúcar de Guadiana: uno con 1 adulto (no sexado) y otro con 5 adultos (no sexados).
- **Experimento 3:** Una tanda de un microcosmos con 7 adultos (no sexados) de Mérida.
- **Experimento 4:** Una tanda de dos microcosmos, también de Mérida: uno con 10 adultos (5 machos y 5 hembras) y uno con 6 larvas.

Se perfeccionó el diseño de los microcosmos, manteniendo los recipientes de plástico con una mayor cantidad de suelo constantemente humedecido (Fig. 150). Los microcosmos se revisaban una vez cada dos o tres días y se mantuvieron en oscuridad y a temperatura ambiente (20-24° C) el resto del tiempo. Estos experimentos permitieron mejorar las condiciones de observación y su objetivo fue ver la interacción entre varios ejemplares y su comportamiento.



Fig. 150. “Microcosmos” diseñados para el mantenimiento de *Typhlocharis* vivos.

Observaciones: En el **Experimento 2**, el ejemplar aislado en uno de los microcosmos sobrevivió 26 días. En el otro microcosmos, 3 ejemplares murieron a los 12 días; otro a los 14 días y finalmente, el último ejemplar sobrevivió 32 días.

Los ejemplares del **Experimento 3** se mantuvieron en microcosmos con más cantidad de sustrato, siempre húmedo, que en los anteriores microcosmos. De nuevo, se comprobó la sensibilidad al exceso de humedad de la tierra, ya que se forman gotas y los ejemplares quedan atrapados en ellas por la tensión superficial. En este experimento, la primera baja se produjo a los 53 días y la segunda a los 67 días. Tras 88 días sólo quedaba vivo un ejemplar, que sobrevivió hasta los 91 días.

En el **Experimento 4**, la primera baja entre los 10 ejemplares adultos se registró a los 3 días. A los 46 días se mantenían vivos 5 de los 10 ejemplares y a los 60 días, sólo dos. El último ejemplar sobrevivió 74 días. En el cultivo con 6 larvas, las dos primeras bajas se dieron a los 31 días. A los 67 días, sólo dos de las larvas seguían vivas que finalmente se dieron por muertas a los 76 días.

Estos registros superan la longevidad máxima observada en Anillini en cautividad (56 días para un ejemplar de *Geocharis iborensis* y de 31 y 33 días respectivamente para dos ejemplares de *M. bazi*, sumergidos en agua y privados de alimento; ZABALLOS, 1990; ORTUÑO, 2000).

Comportamiento

El aumento de sustrato y la experiencia adquirida en el mantenimiento de la humedad adecuada en los microcosmos con *M. cf. elenae* de Mérida supuso una mejora perceptible en la respuesta de los animales, que se mostraron más activos que en otros microcosmos.

Les afecta mucho la tensión superficial y la sequedad. Si, accidentalmente, quedan atrapados por la tensión superficial luchan para zafarse. Si lo consiguen, se limpian escrupulosamente antenas y patas, utilizando el órgano limpiador de las protibias de forma similar a la descrita por ZABALLOS (1990).

Se desplazan preferentemente por oquedades y fisuras entre partículas de suelo, moviendo continuamente las antenas. Se ha observado cierta capacidad de modificación de su entorno: no excavan, pero a lo largo de los días aparecen “caminos” y “túneles”, rutas habituales que se mantienen despejadas y por las que se desplazan hacia delante y hacia atrás en un solo sentido, “como un tren en un túnel”. Cada individuo patrullaba habitualmente las mismas zonas.

Los individuos se toleran entre sí, pudiendo convivir en espacios reducidos. Al encontrarse dos o más ejemplares, contactan con las antenas. Esto sugiere ciertas capacidades de interacción social, tal vez química o táctil, que se añaden a la evidencia morfológica (forma de las antenas y ausencia de órgano estridulador en el **clado *belenae***).

Alimentación

En los microcosmos de Mérida (**experimentos 3º y 4º**) se introdujeron periódicamente ácaros y colémbolos vivos prodecentes de la misma muestra que los ejemplares en cautividad. Pudo observarse cómo se alimentaron de colémbolos (*Onychiuroidea* indet.) en al menos tres ocasiones (Fig. 151).

Los individuos se comportaban “con torpeza”, moviéndose de forma aleatoria y con un continuo tanteo con las antenas, sin una búsqueda aparente del alimento hasta que se produce, de forma casual, el contacto con la presa. Entonces se desencadena el ataque. El individuo apresa rápidamente al colémbolo con las mandíbulas y comienza a alimentarse. En este momento, otros individuos detectan la acción y se unen, habiéndose documentado hasta tres ejemplares alimentándose simultáneamente del mismo colémbolo.

Esto constituye la primera evidencia directa de depredación en Typhlocharina y el segundo registro documentado de alimentación en Anillini (ZABALLOS, 1990).



Fig. 151. Evidencia directa de depredación: *M. cf. elenae* atacando y devorando colémbolos.



Fig. 152. Evidencias de canibalismo en Typhlocharina. Nótese cómo el ejemplar “A” introduce las mandíbulas en la articulación cefálica del ejemplar “B” para alimentarse.

Canibalismo

En los dos microcosmos con ejemplares adultos de *M. cf. elenae* de Mérida, pudo observarse cómo algunos individuos se alimentaban del cadáver de un congénere (Fig. 152). En ambas ocasiones los ejemplares sorbieron los fluidos internos del cadáver a través de la articulación entre la cabeza y el pronoto. Desconocemos si este acto causó la muerte del ejemplar que estaba siendo devorado o si la conducta se produjo de forma oportunista al encontrar el cadáver de un ejemplar muerto por otras causas, pero representa la primera evidencia de canibalismo en Anillini.

Tolerancia al agua salada

Experimento 5º

Material y Métodos: Se realizó un experimento de tolerancia al agua salada. Para ello se utilizó 1 litro de agua de mar (Mediterráneo), refrigerada hasta su uso, y 16 ejemplares de *Microcharidius* **comb. nov.** de 2 especies: *M. bazi* (Alpedrete de la Sierra, Guadalajara) y *M. outerelei* (Tortuero, Guadalajara), mantenidos vivos durante tres días en agua dulce, desde su captura hasta el inicio del experimento. Los ejemplares fueron distribuidos de la siguiente manera:

- 1 recipiente con 1 ejemplar de *T. bazi* en agua de mar.
- 1 recipiente con 1 ejemplar de *T. bazi* en agua dulce (control).
- 3 recipientes, cada uno con 1 ejemplar de *T. outerelei* en agua de mar.
- 1 recipiente con 3 ejemplares de *T. outerelei* en agua de mar.
- 1 recipiente con 8 ejemplares de *T. outerelei* en agua dulce (control).

Los recipientes (idénticos a los utilizados en los otros experimentos, Fig. 150) se rellenaron hasta la mitad de su capacidad y fueron almacenados en oscuridad y a temperatura ambiente (20-24º C). Cada recipiente se revisó a diario comprobando la supervivencia de los ejemplares, diferenciando entre: actividad (el ejemplar se movía espontáneamente), inactividad (el ejemplar estaba vivo pero inmóvil) y muerte. Para diferenciar inactividad de muerte, se les manipulaba suavemente con agujas enmangadas hasta que respondían al contacto agitando palpos/antenas o patas. Tras tres días consecutivos con respuesta negativa a este estímulo se consideraba que el ejemplar había muerto.

Observaciones: La reacción inicial del ejemplar de *M. bazi* sumergido en agua de mar fue de agitación, moviendo activamente patas y mandíbulas. Posteriormente se quedó inmóvil. A las 24 h permanecía inactivo pero vivo, a partir de las 48 horas el ejemplar dejó de responder a la manipulación y se consideró completamente muerto a los 6 días de iniciar el experimento. El ejemplar control mantenido en agua dulce permaneció vivo y activo en todo este periodo.

Los 14 ejemplares de *M. outerelei* en agua de mar permanecieron inmóviles la mayor parte del tiempo. A las 24 horas todos seguían vivos. Tras 48 horas, sólo dos de los ejemplares (uno mantenido solo y otro del recipiente con tres ejemplares) respondieron a la manipulación. Dada la disponibilidad de ejemplares, los tres individuos mantenidos por separado se trasladaron a agua dulce para comprobar su reacción. A las 24 horas de este cambio (3º día del experimento), uno de los ejemplares estaba quieto e hinchado (con las membranas entre cabeza, protórax y metatórax distendidas y turgentes), sin responder al contacto; los otros dos ejemplares estaban vivos. 20 días más tarde sólo sobrevive uno de ellos.

Los ejemplares mantenidos en agua salada durante todo el experimento no manifestaron ningún cambio desde el 3º día, permaneciendo inactivos y sin responder a la manipulación, por lo que es difícil precisar el momento de su muerte. El experimento se dio por concluido tras 27 días. Los 8 individuos control (en agua dulce) mantuvieron actividad durante al menos 7 días; al final del experimento sólo uno de ellos seguía activo.

Este experimento tiene importantes implicaciones. Hemos comprobado que algunos Typhlocharina **tienen la capacidad de sobrevivir a la inmersión en agua salada durante periodos de unos pocos días (2-3)**. Ni *M. bazi* ni *M. outerelei* están asociados a entornos salinos y, sin embargo, presentan esta capacidad. Esto abre nuevas

interpretaciones sobre la biogeografía del grupo y supone un fuerte apoyo a la hipótesis de dispersión oceánica en Anillini (ANDÚJAR *et al.*, 2016) y, en particular, a la dispersión a través del Mediterráneo para explicar la distribución de *M. santschii* (ver Capítulo 10).

11.6. COMENTARIOS ECOLÓGICOS

Fenología y abundancia

Las variaciones estacionales en las poblaciones de Typhlocharina siguen siendo desconocidas y se hace necesario plantear futuros experimentos para obtener información adecuada sobre la fenología del grupo. Sin embargo, con los datos disponibles es posible plantear algunas hipótesis preliminares:

1) Diferente abundancia en las poblaciones a lo largo del año. Algunos muestreos sugieren que la cantidad de individuos en una localidad oscila considerablemente en distintas épocas del año. Ya se ha hablado del caso de Puerto de los Reventones (ver Capítulo 10), muestreado en Marzo, Abril, Junio y Noviembre de 2012 y en el que el número de ejemplares de *T. mixta* capturados ha sido de 0, 1, 0 y 1284, respectivamente. Exceptuando el muestreo de Junio (muy seco), no se observaron diferencias importantes en el grado de humedad del sustrato entre los distintos muestreos.

2) Diferentes clados pueden tener diferentes ciclos y diferentes preferencias ecológicas. Parece que *Lusotyphlus* **gen. nov.**, *Typhlocharis* **comb. nov.** y la mayor parte de los grupos de *Microcharidius* **comb. nov.** de la zona suroccidental de la península Ibérica (**clados gomezi, quadridentatus y belenae**) se capturan preferentemente y/o con mayor abundancia en los meses de invierno y primavera (ZABALLOS, *pers. comm.*). Hay capturas estivales de estos grupos, pero son anecdóticas (con pocos ejemplares, ej. ZABALLOS, 1989b), aunque no se puede descartar que las poblaciones realicen migraciones verticales hacia zonas del suelo más profundas y húmedas. Sin embargo, los **clados outerelei y monasticus** parecen mantener poblaciones abundantes durante el verano (ZABALLOS & WRASE, 1998; ANDÚJAR *et al.*, 2010). Si tenemos en cuenta que, además, ambos clados incluyen todas las especies con gonocoxitos unguiformes y que se han capturado en entornos relativamente atípicos en Typhlocharina (zonas secas con surgencias de agua dulce rodeadas de gramíneas en el caso de especies del **clado outerelei**; zonas de bosque caducifolio templado y praderas subalpinas en el caso de especies del **clado monasticus**), es factible que estos grupos tengan un modo de vida y un ciclo potencialmente distinto al de otros Typhlocharina.

Sintopía

La sintopía (coexistencia de dos o más especies en una sola localidad) entre especies de Typhlocharina parece ser un fenómeno habitual. Es conveniente matizar entre casos de: 1) coexistencia *real* (varias especies cogidas a la vez, en el mismo lugar durante un solo muestreo), que implican la interacción directa entre dos o más especies, 2) coexistencia *probable* (varias especies cogidas en un mismo lugar, pero en distintas fechas) y 3) coexistencia *posible* (varias especies que habitan localidades muy cercanas cuya distribución probablemente solapa, pero nunca se han capturado juntas), en los que se desconoce si la interacción entre especies llega a producirse.

La coexistencia real se menciona de forma explícita entre *M. navaricus* y *M. peregrinus* (en Nagore, misma fecha y “bajo las mismas piedras”, ZABALLOS & WRASE, 1998); entre *M. carmenae*, *M. farinosae* y *M. atienzai* (Los Navalucillos, misma fecha, “conviven en el

mismo talud”, ZABALLOS & RUÍZ-TAPIADOR, 1997), entre *M. carpetanus* y *M. jeannei* (La Higuera, misma fecha, “conviven”, ZABALLOS, 1989b), entre *M. intermedius* y *M. toribioi* (Navas de Estena, misma fecha, “en el mismo talud”, ORTUÑO, 1988), entre *T. laurentii* y *T. fancelloi* (Sierra Almagrera, misma fecha, “bajo la misma piedra”, MAGRINI, 2000), entre *L. carinatus* y *L. paulinoi* (Alferce, misma fecha, SERRANO & AGUIAR, 2006b), entre *T. prima*, *T. secunda* y *T. tertia* (La Palma del Condado, misma fecha, misma muestra, PÉREZ-GONZÁLEZ & ZABALLOS, 2013a), entre *M. tetramerus* y *M. cf. elenae* (Mérida, misma fecha, misma muestra, PÉREZ-GONZÁLEZ & ZABALLOS, 2013c) y entre *M. baeticus*, *M. cf. elenae* y *L. lunai* (Sanlúcar de Guadiana, misma fecha, misma muestra, PÉREZ-GONZÁLEZ & ZABALLOS, 2013c). ZABALLOS, (1991) menciona que *M. portilloi* “convive en algunas localidades con otras especies de *Typhlocharis*”. AGUIAR & SERRANO (2013) comentan la sintopía entre *M. bivari* y *M. passosi* en Carvalhal, entre *M. elenae* y *T. gomesalvesae* en Granja y entre *T. gomesalvesae* y *T. quarta* en Barrancos.

La coexistencia es probable entre *L. carinatus* y *M. crespai* (Pincho, distintas fechas, SERRANO & AGUIAR, 2008a) y entre *L. algarvensis* y *M. quadridentatus* (comparten datos de etiquetado, misma localidad y fechas consecutivas, ZABALLOS & PÉREZ-GONZÁLEZ, 2010a).

ZABALLOS & BANDA (2001) citan la coexistencia de dos, tres y hasta cuatro especies del **grupo baetica** (*sensu* ZABALLOS & RUÍZ-TAPIADOR, 1997), pero en muchos casos es inferida por la captura (en la misma localidad o en sitios muy próximos) de diferentes especies en diferentes momentos del año. Sólo *T. furnayulensis* y *T. millenaria* pueden asignarse con

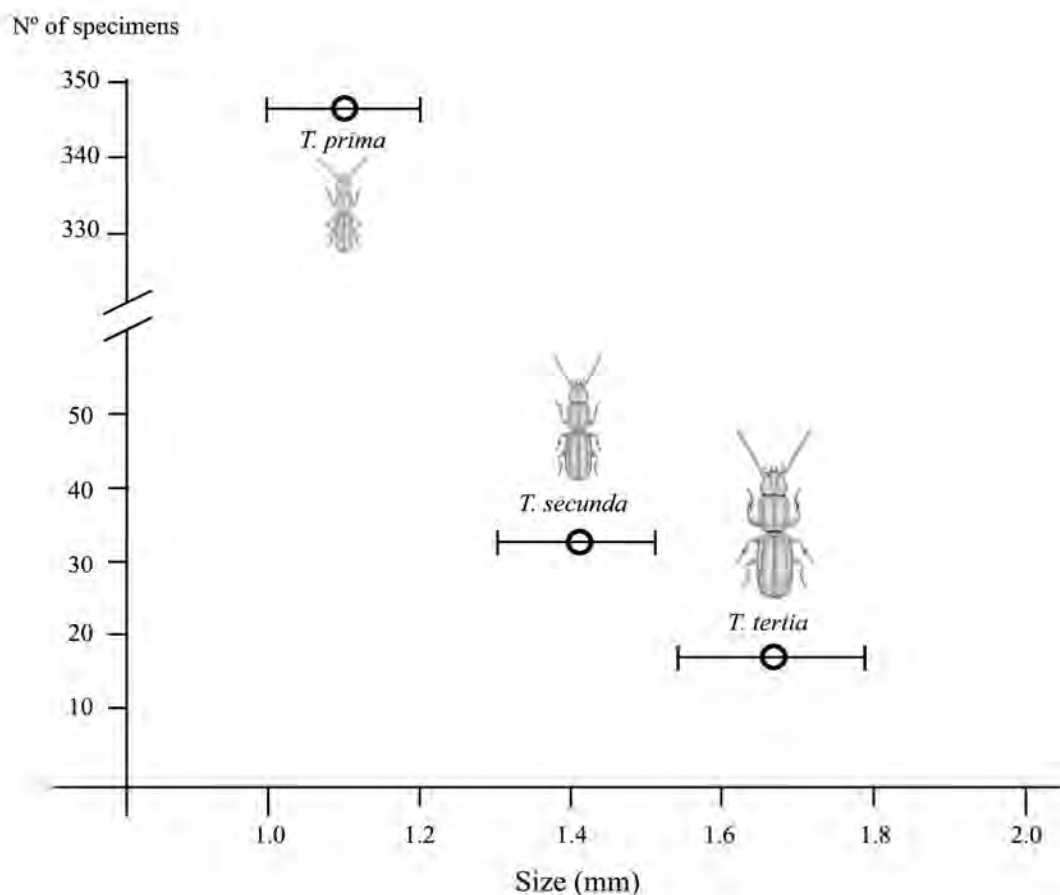


Fig. 153. Gráfica de tamaño y abundancia de individuos capturados en las tres especies sintópicas de la localidad de La Palma del Condado (Huelva). *T. prima* es la más pequeña (longitud media: 1,1 mm) y abundante (346 ejemplares). *T. secunda* es de tamaño mediano (longitud media: 1,4 mm), con 33 ejemplares; y *T. tertia*, es la más grande (longitud media 1,65 mm) y escasa, con 16 ejemplares. Modificado de PÉREZ-GONZÁLEZ & ZABALLOS, 2013a.

certeza a la misma muestra (PÉREZ-GONZÁLEZ & ZABALLOS, 2013a). La coexistencia entre *T. baetica*, *T. furnayulensis*, *T. millenaria* y *T. aguirrei* es muy probable, pero las fechas y lugares exactos no son coincidentes y no han sido cogidas *a la vez*.

Entre las nuevas capturas (Tablas I y II, Apéndice I), se ha documentado la coexistencia de *T. mixta* y *T. sp. 5* (Puerto de los Reventones); de *T. mixta* y *T. coenobita* **sp. n.** (Valverde de Burguillos); de *T. sp. 1 aff. armata* y *T. cf. deferreri* (La Dehesilla); de *T. sp. 1 aff. armata* y *M. sp. 10* (Puerto Tirado); de *M. aff. wrasei*, *M. hiekei* y *M. sp. 41 aff. atienzai* (Regato de las Tomasas); de *M. diecki* y *M. peregrinus* (Artajona); de *M. diecki* y *M. sp. 43 aff. peregrinus* (Sierra de Guara); de *M. josabelae* y *M. cf. gonzaloi* (Jalón-Bernia); de *M. sp. 15 aff. gonzaloi* y *M. sp. 16 aff. toletanus* (Cerro de las Canteras); de *M. sp. 18 aff. toletanus* y *T. martini* (Fuente de la Parra); de *M. cf. elenae* y *T. sp. 3 aff. baetica* (Arroyo Cebolloso); de *M. sp. 34 aff. elenae* y *T. sp. 4 aff. baetica* (Sancti-Spiritus); de *M. sp. 12* y *M. sp. 36* (Arroyo Aliseda); de *M. sp. 32 aff. carpetanus* y *M. sp. 29* (Arroyo Mirabella) y de *L. paulinoi* y *M. sp. 44 aff. crespai* (Río Mira).

Hay que destacar que es raro que convivan más de dos especies de Typhlocharina (4 de 25 casos de coexistencia confirmada) y el patrón habitual parece ser el de un par de especies por localidad.

Las especies que coexisten muestran con frecuencia diferentes mecanismos de diversificación ecológica y/o aislamiento precigótico para minimizar la competencia interespecífica o asegurar la cópula con individuos de la misma especie.

La miniaturización sintópica (SOKOLOV, 2013) es el más común. Las especies sintópicas muestran, por lo general, importantes diferencias de tamaño y abundancia. Las poblaciones de la Palma del Condado (*T. prima*, *T. secunda* y *T. tertia*) son un buen ejemplo y se observa claramente que los rangos de tamaño no solapan y las tres especies encajan en categorías distintas (Fig. 153). En este caso, la especie más abundante es la de menor tamaño (*T. prima*), pero esto no siempre es así y, por ejemplo, en las poblaciones de Sanlúcar de Guadiana (*M. baeticus*, *M. cf. elenae* y *L. lunai*), que tienen rangos de tamaño similares, la especie más pequeña (*M. baeticus*) es la menos frecuente.

Cuando las especies que conviven tienen tamaños similares, los mecanismos de aislamiento parecen basarse en caracteres sexuales secundarios y diferenciación de la genitalia (ZABALLOS & FARINÓS, 1995). Esta diferenciación puede darse tanto en el edeago (ej. convivencia de *M. aff. wrasei* y *M. hiekei*, muy semejantes, pero con edeaos drásticamente distintos) como en los gonocoxitos (ej. convivencia de *M. josabelae* y *M. cf. gonzaloi* o de *M. sp. 15 aff. gonzaloi* y *M. sp. 16 aff. toletanus*; parejas de especies que resultan prácticamente indistinguibles, pero una de ellas tiene gonocoxitos unguiformes y la otra tubulares).

Finalmente, en ocasiones, las especies de Typhlocharina conviven también con otros Anillini, como *Geocharis* (DIECK, 1870; ORTUÑO, 1988; ZABALLOS, 1991, 2005; ZABALLOS & BANDA, 2001; ZABALLOS & PÉREZ-GONZÁLEZ, 2010b, 2011a,b; SERRANO & AGUIAR, 2000, 2001, 2008a,b; AGUIAR & SERRANO, 2013), *Microtyphlus* (ORTUÑO, 2005; ORTUÑO & GILGADO, 2011) e *Hypotyphlus* (ZABALLOS & WRASE, 1998).

Resistencia a incendios

El medio endógeo está protegido frente a los fenómenos exteriores. Los incendios forestales tienen una gran repercusión en los ecosistemas superficiales, que necesitan largos periodos de recuperación tras estos eventos. Sin embargo, el fuego no penetra en el suelo y afecta fundamentalmente a las capas más superficiales (NEARY *et al.*, 2005).

Durante este trabajo se ha podido registrar el efecto de uno de estos incendios en una localidad con presencia de Typhlocharina:

En Tortuero, Guadalajara, se realizaron dos muestreos (ver Tabla I, Apéndice II): uno el 4 de Junio de 2013 y otro el 29 de Abril de 2014. En el primero, se recolectó una muestra en un pequeño talud al fondo de una vaguada en un entorno de melojar abierto (*Quercus pyrenaica* Willd.) con espinos (*Crataegus monogyna* Jacq.) y jaras (*Cistus ladanifer* L.) dispersas. El suelo era pedregoso con lascas pizarrosas y estaba fresco, pero no húmedo. Se obtuvo un ejemplar y varios restos de Typhlocharina.

En Agosto de 2013, un gran incendio forestal arrasó la zona en la que se había tomado la muestra. Durante el segundo muestreo aún mostraba los efectos del incendio: la cobertura arbórea y arbustiva estaba calcinada y la vegetación presente estaba compuesta por herbáceas germinadas durante la primavera de 2014 (Fig. 154). Se tomaron tres muestras en un radio de 10 metros, en una ladera suave bajo un arbusto, bajo piedras junto a un talud y una de ellas en el mismo lugar exacto que el primer muestreo. Las condiciones de humedad eran óptimas y se capturaron 38 ejemplares.

No hubo diferencias significativas en la fauna acompañante obtenida en ambos muestreos (formada principalmente por Ácaros, Colémbolos, Dipluros, larvas de varios grupos, hormigas, etc.) y la variación de ejemplares de Typhlocharina es similar a la observada en otros muestreos en condiciones normales. Este resultado es anecdótico, pero permite ver cómo la fauna endógea apenas se ve alterada o afronta una recuperación rápida ante los incendios.



Fig. 154. Tortuero, Guadalajara (ver Tabla I, Apéndice II) muestreada en dos ocasiones. La localidad sufrió un incendio forestal entre ambos muestreos. A.- Aspecto del lugar durante el primer muestreo el 4 de Junio de 2013. B.- Aspecto durante el segundo muestreo, el 29 de Abril de 2014, tras el incendio producido en Agosto de 2013.

Conclusiones sobre el ciclo vital

Los resultados expuestos permiten establecer que son animales polivoltinos, en los que varias generaciones coexisten a lo largo del año y los adultos y las larvas conviven en el mismo espacio. Los imagos pueden encontrarse durante todo el año, pero se capturan en mayor número o con más facilidad en los meses invernales. Teniendo en cuenta que la supervivencia de las larvas en cautividad ha sido de unos 70 días (sin alimentarse, sin mudar y sin llegar a pupa) y la de los adultos ha alcanzado unos 90 días, no es descabellado estimar una duración de un año o más para el ciclo completo. Las poblaciones de estos animales son un componente importante en las comunidades faunísticas de las localidades en que habitan y, en función de los muestreos realizados, puede estimarse una gran densidad de individuos.

Con todo, la mayor parte de los aspectos en su ciclo de vida siguen siendo desconocidos, dejando abiertos nuevos interrogantes que podrán resolverse en futuras investigaciones.



Conclusiones

CONCLUSIONES

Los objetivos planteados en este trabajo han logrado cumplirse de manera satisfactoria. Se ha reunido y examinado material de todas las especies descritas y se han conseguido ejemplares de nueva captura que amplían considerablemente nuestro conocimiento sobre el grupo. Con esto ha podido revisarse en detalle la morfología de estos Anillini y se ha realizado un estudio comparado con todas las especies. Por otro lado, se han analizado las relaciones internas en *Typhlocharis* (*sensu* DIECK, 1869) utilizando datos moleculares, morfológicos y de evidencia total, ofreciendo la primera filogenia exhaustiva que incluye todas las especies conocidas de un género de Anillini. A continuación, se exponen las conclusiones de cada apartado.

Morfología

- Se han encontrado caracteres morfológicos inéditos y se han descrito caracteres poco valorados previamente, que suponen nuevas herramientas para estudios taxonómicos en Anillini.
- Se ha detallado la variabilidad de estos caracteres en todas las especies estudiadas tanto a nivel de especie como entre individuos.
- Se ha establecido una terminología adecuada para los caracteres nuevos encontrados y se propone una fórmula para estandarizar la nomenclatura al describir las hileras de quetotaxia.
- La microscopía óptica sigue siendo una herramienta fundamental en la taxonomía de Anillini, que se complementa con la microscopía electrónica y ha permitido observar los caracteres descritos en detalle.
- A partir de los estudios morfológicos, se han seleccionado 92 caracteres con los que se ha elaborado una matriz que resume de forma concisa la información morfológica del grupo.

Descripciones

- Se han estudiado e identificado a nivel de especie más de 3000 ejemplares, entre material de colecciones y nuevas capturas.
- Se ha homogeneizado el conocimiento de las especies descritas del grupo, permitiendo sentar unas bases de comparación en igualdad de condiciones.
- Se han completado y actualizado las descripciones de las especies conocidas y se presenta la redescrición de aquellas que con el paso de los años han quedado obsoletas.
- *T. simoni* permanece como especie *incertae sedis* al no haberse podido localizar el ejemplar tipo.
- Se han encontrado 60 potenciales especies nuevas durante el desarrollo de este trabajo, de las cuales 10 han sido publicadas y 3 se presentan por primera vez en esta Tesis, una cifra que prácticamente duplica la diversidad conocida en el grupo.

Filogenia y Sistemática

- La diversidad interna del grupo se ha estructurado filogenéticamente y las topologías recuperadas en todos los análisis realizados son coherentes entre sí.

- Algunas poblaciones representan complejos de especies que parecen estar sufriendo fenómenos de especiación incipiente.
- Se recuperan consistentemente una serie de clados bien soportados: cinco de ellos se obtienen siempre y tres clados más se recuperan en los análisis con datos moleculares y de evidencia total.
- Las relaciones basales entre los clados son inestables entre los diferentes análisis y no quedan bien resueltas, pero la mayoría de los análisis sugieren una división basal en dos grandes linajes.
- La delimitación de especies utilizando el análisis GMYC se ha mostrado como una herramienta eficaz, pero es necesario acompañar esta técnica de un detallado estudio morfológico.
- La estimación obtenida para el origen de Typhlocharina sugiere que su aparición se remonta a finales del Cretácico o principios del Paleoceno.
- Se han identificado caracteres sinapomórficos que apoyan todos los clados obtenidos en los análisis filogenéticos.
- Los grupos de especies definidos por ZABALLOS & RUÍZ-TAPIADOR (1998) no forman clados monofiléticos, excepto el **grupo gomezi**.
- Algunos caracteres considerados muy relevantes en la sistemática tradicional del grupo, como la serie umbilicada, los dentículos apicales o la forma de los gonocoxitos se han demostrado inestables y no son eficaces para establecer parentesco entre clados.
- Entre los caracteres novedosos, las antenas, la gula, el pronoto, la apófisis prosternal, la luneta apical, el raíl, los pelos tibiales, el cinturón abdominal, el último ventrito, el edeago, los gonosubcoxitos y el terguito VIII de las hembras manifiestan señal filogenética y se muestran como potenciales herramientas taxonómicas.
- A partir de estos resultados, se propone la escisión de *Typhlocharis sensu* Dieck, 1869 en tres géneros morfológica y molecularmente bien diferenciados: *Lusotyphlus* **gen. nov.**; *Typhlocharis* **comb. nov.** y *Microcharidius* **comb. nov.**
- Se recupera la subtribu Typhlocharina Jeane, 1973 como entidad distintiva dentro de la tribu Anillini Jeannel, 1937.

Biogeografía

- Se han refinado las técnicas de captura de Typhlocharina, con una tasa de éxito en los muestreos de un 34%.
- Los nuevos datos prácticamente duplican el número de localidades conocidas con presencia de estos animales, e incluyen los primeros registros en las provincias de Huelva, Sevilla, Huesca, Tarragona y Cuenca.
- La distribución de los tres géneros es coherente con las hipótesis de origen vinculado a macizos geológicos y dispersión por cuencas hidrográficas.
- *Lusotyphlus* **gen. nov.** y *Typhlocharis* **comb. nov.** se ajustan bien a un origen bético-rifeño. *Microcharidius* **comb. nov.** se ajusta a los macizos Lusitano y Numídico y se distingue un sesgo entre clados orientales y occidentales.

Biología

- Los datos obtenidos han permitido ampliar significativamente los conocimientos disponibles sobre la biología de Typhlocharina.
- Se ha registrado variabilidad individual en numerosas especies, que afecta principalmente a las proporciones de algunas estructuras, al tamaño y a la quetotaxia.
- Se han presentado nuevos registros de teratologías en el grupo y de infestación por hongos Laboulbeniales.
- Se ha presentado el primer caso de variación intrasexual en Anillini, con la presencia de machos polimórficos en *M. cf. elenae*.
- Los experimentos de mantenimiento en cautividad han demostrado que son animales muy sensibles a los cambios de humedad y que son capaces de permanecer sumergidos en agua durante largos periodos.
- Se ha registrado la mayor longevidad de Anillini en cautividad: 91 días en ejemplares adultos, 67 días en larvas.
- Se han observado las primeras evidencias de interacción entre individuos, depredación y canibalismo en el grupo.
- Se ha demostrado que Typhlocharina tienen la capacidad de sobrevivir a la inmersión en agua salada durante al menos dos o tres días.
- Se han aportado nuevas evidencias sobre la ecología del grupo, fenología y coexistencia de especies, que sugieren que estos animales desempeñan un papel importante en los ecosistemas edáficos.

Con todo lo expuesto, consideramos que la subtribu Typhlocharina representa un buen modelo de estudio para entender los procesos evolutivos que afectan a los coleópteros endógeos, con el que plantear futuros estudios sobre los mecanismos de especiación y dispersión en un medio todavía muy desconocido.

Bibliografía

- ABEILLE, M.E. (1874) Bulletin des Séances (11 Novembre 1874). *Annales de la Société Entomologique de France*, 223.
- AGUIAR, C.A. & SERRANO, A.R. (2013) *Catálogo e Atlas dos Coleópteros Carabídeos (Coleoptera: Carabidae) de Portugal Continental*. Sociedade Portuguesa de Entomologia, Lisboa, 265 pp.
- ALONSO-ZARZA, A.M., CALVO, J.P., SILVA, P.G. & TORRES, T. (2004) Cuenca del Tajo. En: Vera, J. A. (Ed.) *Geología de España*. Madrid, pp. 556–561.
- ANDRÉ, H., NOTI, M.I. & LEBRUN, P. (1994) The soil fauna: the other last biotic frontier. *Biodiversity and Conservation*, 3: 45–56.
- ANDÚJAR, C., LENCINA, J.L. & SERRANO, J. (2008) *Typhlocharis* Dieck, 1869 (Coleoptera: Carabidae: Anillina) a new species from the Iberian Peninsula, with notes about its relationships and the evolution of the *diecki* species group. *Zootaxa*, 1842: 35–44.
- ANDÚJAR, C., GREBENNIKOV, V., LENCINA, J.L. & SERRANO, J. (2010) A new *Typhlocharis* (Coleoptera: Carabidae: Anillina) from Spain: combining adult and larval morphological data with DNA information. *Zootaxa*, 2485: 47–57.
- ANDÚJAR, C., FAILLE, A., PÉREZ-GONZÁLEZ, S., ZABALLOS, J.P., VOGLER, A.P. & RIBERA, I. (2016) Gondwanian relicts and oceanic dispersal in a cosmopolitan radiation of euedaphic ground beetles. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 99: 235–246.
- ANDÚJAR, C., SERRANO, J. & GÓMEZ-ZURITA, J. (2012) Winding up the molecular clock in the genus *Carabus* (Coleoptera: Carabidae): assessment of methodological decisions on rate and node age estimation. *BMC Evolutionary Biology*, 12: 40.
- ANTOINE, M. (1955) Coléoptères Carabiques du Maroc (Première Partie). *Revue de la Société des Sciences Naturelles et Physiques du Maroc*. N.S., 1: 104.
- ARNDT, E., GREBENNIKOV, V.V. & ZABALLOS, J.M.P. (1999) Description of *Typhlocharis* larvae with remarks of the phylogeny of *Anillina* (Coleoptera: Carabidae: Bembidiini). *Koleopterologische Rundschau*, 69: 11–17.
- ASTRIN, J. J., ZHOU, X. & MISOF, B. (2013) The importance of biobanking in molecular taxonomy, with proposed definitions for vouchers in a molecular context. *ZooKeys*, 365: 67–70.
- AZZAROLI, A. & GUAZZONE, G. (1979) Terrestrial mammals and land connections in the Mediterranean before and during the Messinian. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 29: 155–167.
- BAEHR, M. (2014) Three new species and a new genus of subterranean Zuphiini from the Pilbara region of north-western Australia (Coleoptera: Carabidae: Harpalinae). *Records of the Western Australian Museum*, 29: 95–104.
- BAELE, G., LI, W.L.S., DRUMMOND, A.J., SUCHARD, M.A. & LEMEY, P. (2013) Accurate model selection of relaxed molecular clocks in bayesian phylogenetics. *Molecular Biology and Evolution*, 30: 239–43.

- BALAZUC, J. (1948) La tératologie des coléoptères et expériences de transplantation chez *Tenebrio molitor* L. *Mémoires du Muséum National D'Histoire Naturelle*, 25: 1–293.
- BALAZUC, J. (1969) Supplément à la tératologie des coléoptères. *Redia*, 51: 39–111.
- BALAZUC, J. (1971a) Laboulbéniales inédites parasites de Carabiques. *Nouvelle Revue d'Entomologie*, 1: 107–117.
- BALAZUC, J. (1971b) Laboulbéniales inédites parasites de Carabiques et d'un Catopidae. *Nouvelle Revue d'Entomologie*, 1: 245–254.
- BALAZUC, J. (1973) Laboulbéniales de France. *Bulletin mensuel de la Société linnéenne de Lyon*, 43: 12–21.
- BALAZUC, J. & JUBERTHIE, C. (1983) Étude écologique des Laboulbéniales (Champignons Ascomycètes) portés par les Coléoptères *Aphaenops* (Trechinae) dans le milieu souterrain superficiel. *Mémoires de biospéologie*, 10: 99–107.
- BAMEUL, F. (1990) Le DMHF: un excellent milieu de montage en entomologie. *L'Entomologiste*, 46: 233–239.
- BARR, T.C. (1995) Notes on some anillines (Coleoptera, Carabidae, Bembidiinae) from southeastern United States, with description of a new genus and two new species. *Special Bulletin Japanese Society of Coleopterology*, 4: 239–248.
- BEDEL, L. (1895) Catalogue raisonné des coléoptères du nord de l'Afrique (Maroc, Algérie, Tunisie et Tripolitaine) avec notes sur la faune des îles Canaries et de Madère. *Société Entomologique de France*. Paris. 402 pp.
- BENGSTON, P. (1988) Open nomenclature. *Palaeontology*, 31: 223–227.
- BERLESE, A. (1905) Apparachio per raccogliere presto ed in gran numero piccoli Artropodi. *Redia*, 2: 85–89.
- BOUCHARD, P., GREBENNIKOV, V.V., SMITH, A.B.T. & DOUGLAS, H. (2009) Biodiversity of Coleoptera [pp.265–301]. In: Footitt RG, Adler PH (Eds). *Insect biodiversity: science and society*. Blackwell Publishing, Oxford, 656 pp.
- BOUCHARD, P., BOUSQUET, Y., DAVIES, A.E., ALONSO-ZARAZAGA, M.A., LAWRENCE, J.F., LYAL, C.H.C., NEWTON, A.F., REID, C.A.M., SCHMITT, M., ŚLIPÍŃSKI, S.A. & SMITH, A.B.T. (2011) Family-group names in Coleoptera (Insecta). *ZooKeys*, 88: 1–972.
- CARUSO, D. & SAVINI, V. (2012) Tres casos teratológicos de *Gioia georgia* Bechyné, 1955 (Coleoptera: Chrysomelidae) en Choróní, Estado Aragua, Venezuela. *Entomotropica*, 27: 89–91.
- CASALE, A. (2009) Adaptive radiation in Mediterranean islands? The case of Reicheiina in Sardinia (Coleoptera, Carabidae, Scaritinae). En: Casellato, S., Burighel, P. & Minelli, A. (Eds.) *Life and Time: The evolution of life and its history*. Cleup, Padova, pp. 75–86.
- CASALE, A., STURANI, M. & VIGNA-TAGLIANTI, A. (1982) Fauna d'Italia. Coleoptera. Carabidae, I. Introduzione, Paussinae, Carabinae). Bologna: Ed. Calderini. 499 pp.
- CHAPPUIS, P.A. (1950) La récolte de la faune souterraine. *Notes Biospéologiques*, 5: 1–35.
- COIFFAIT, H. (1958) Les Coléoptères du sol. *Vie et Milieu, Supplement*, 7: 1–204.

- COIFFAIT, H. (1969) Nouveaux Anillini du Maroc et du Sud de la péninsule ibérique. *Bulletin de la Société des Sciences Naturelles et Physiques du Maroc*. [1968], 48: 55–56.
- COIFFAIT, H. (1971) Contribution à la connaissance du genre *Typhlocharis* (Col. Carabidae). Description d'une espèce nouvelle du Portugal. *Annales de Spéléologie*, 26: 463–467.
- CONDAMINE, F.L., SOLDATI, L., CLAMENS, A.L, RASPLUS, J.Y. & KERGOAT, G. J. (2013) Diversification patterns and processes of wingless endemic insects in the Mediterranean Basin: historical biogeography of the genus *Blaps* (Coleoptera: Tenebrionidae). *Journal of Biogeography*, 40: 1899–1913.
- DAJOZ, R. (1977) Coléoptères Colydiidae et Anommatidae Paléarctiques. En: CNRS (Ed.) *Faune de l'Europe et du bassin Méditerranéen*, Paris, Masson, 268 pp.
- DAJOZ, R. (2002) *Les Coléoptères Carabidés et Ténébrionidés: écologie et biologie*. Ed. Lavoisier, Paris, 522 pp.
- DAJOZ, R. & CAUSSANEL, C. (1968) Morphologie et biologie d'un coléoptère prédateur: *Creophilus maxillosus* (L.) (Staphylinidae). In: *Cahier des Naturalistes*, T. 24, Fasc. 3. 38 pp.
- DALY, P.J. & RYAN, M.F. (1979) Ultrastructure of antennal sensilla of *Nebria brevicollis* (Fab.) (Coleoptera: Carabidae). *International Journal of Insect Morphology and Embryology*, 8: 169–181.
- DARRIBA, D., TABOADA, G.L., DOALLO, R. & POSADA, D. (2012) jModelTest 2: more models, new heuristics and parallel computing. *Nature Methods*, 9: 772.
- DE LA FUENTE, J.M. (1919) Catálogo Sistemático-Geográfico de los Coleópteros de la península Ibérica y Baleares. *Boletín de la Sociedad Entomológica de España*, 2: 66.
- DE LA FUENTE, J.M. (1927) Tablas analíticas para la clasificación de los coleópteros de la península Ibérica. *Adephaga: I. Cicindelidae. II. Carabidae*. J. Bosch. Barcelona: 415 pp.
- DEUVE, T. (1988) Les sternites VIII et IX de l'abdomen sont visibles chez les images des Coléoptères et des autres Insectes holométaboles?. *Nouvelle Revue d'Entomologie*, 5: 21–34.
- DIECK, G. (1869a) *Diagnosen neuer blinder käfer aus Süd-Europa und von der Nordküste Maroccos*. L. Jurk. Merseburg. 8 pp.
- DIECK, G. (1869b) Beiträge zur subterranean Käterfauna Südeuropas und Maroccos. *Berliner Entomologische Zeitschrift*, 13: 335–360.
- DIECK, G. (1870) Eine entomologische Wintercompagne in Spanien. *Berliner Entomologische Zeitschrift*, 14: 145–184.
- DIKOW, T. (2009) A phylogenetic hypothesis for Asilidae based on a total evidence analysis of morphological and DNA sequence data (Insecta: Diptera: Brachycera: Asiloidea). *Organisms Diversity and Evolution*, 9: 165–188.
- DRUMMOND, A.J., SUCHARD, M.A., XIE, D. & RAMBAUT, A. (2012) Bayesian phylogenetics with BEAUti and the BEAST 1.7. *Molecular Biology and Evolution*, 29: 1969–1973.
- DUCHAUFOUR, P. (1975) *Manual de edafología*. Ed. Toray-Masson S.A., Barcelona. 478 pp.

- DUMORTIER, B. (1963) Morphology of sound emission apparatus in Arthropoda. In R.G. BUSNEL (Ed.), *Acoustic Behavior of Animals*. Ed. Elsevier, Amsterdam, pp. 277–345.
- EHLERS, W. (1883) Ueber blinde Bembidien. *Deutsche Entomologische Zeitschrift*, 27: 30–31.
- EISENBEIS, G. & WICHARD, W. (1987) *Atlas of the biology of soil arthropods*. Ed. Springer-Verlag, Berlin. 437 pp.
- EL-GEZIRY, T.M. & BRYDEN, I.G. (2010) The circulation pattern in the Mediterranean Sea: issues for modeller consideration. *Journal of Operational Oceanography*, 3: 39–46.
- ERWIN, T. L. (1982) Small terrestrial ground-beetles of Central America (Carabidae: Bembidiina and Anillina). *Proceedings of the California Academy of Sciences*, 42: 455–496.
- ERWIN, T. L. (1991) Natural history of the carabid beetles at the BIOLAT Biological Station, Rio Manu, Pakitza, Perú. *Revista Peruana de Entomología*, 33: 1–85.
- ESCALERA, M. (1914) Los coleópteros de Marruecos. *Trabajos del Museo Nacional de Ciencias Naturales. Serie Zoológica*, 11: 1–553.
- ESPAÑOL, F. (1971) Nuevos Anillini cavernícolas del NE de España (Col. Trechidae). *Publicaciones del Instituto de Biología Aplicada*, Barcelona, 51: 79–88.
- ESPAÑOL, F. (1974) Sobre la nueva ordenación propuesta por el Dr. C. L. Jeanne de los Anillini euro-mediterráneos con especial referencia a la representación ibérica de la tribu (Col. Trechidae). *Comunicación IV Simposium de Bioespeleología*. pp. 5–11. Barcelona.
- EZARD, T., FUJISAWA, T. & BARRACLOUGH, T.G. (2009) Splits: species' limits by threshold statistics. R Package. version 1.
- FAILLE, A., CASALE, A. & RIBERA, I. (2010) Phylogenetic relationships of Western Mediterranean subterranean Trechini groundbeetles (Coleoptera: Carabidae). *Zoologica Scripta*, 40: 282–295.
- FANCELLO, L., HERNANDO, C., & LEO, P. (2009) The endogean beetle fauna of the Marganai-Oridda-Valle del Leni area (SW Sardinia), with description of seven new species of Staphylinidae Leptotyphlinae (Coleoptera). *Zootaxa*, 2318: 317–338.
- FAVRE, E., FRANÇOIS, L., FLUTEAU, F., CHEDDADI, R., THÉVENOD, L. & SUC, J.P. (2007) Messinian vegetation maps of the Mediterranean region using models and interpolated pollen data. *Geobios*, 40: 433–443.
- FELSENSTEIN, J. (1985) Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. *Evolution* (N. Y.), 39: 783–791.
- FOLMER, O., BLACK, M., HOEH, W., LUTZ, R. & VRIJENHOEK, R. (1994) DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates. *Molecular Marine Biology and Biotechnology*, 3: 294–299.
- FORSYTHE, T.G. (1979) Preliminary investigation into the stridulatory mechanism of *Platyderus ruficollis* (Marsham) (Coleoptera: Carabidae). *The Coleopterists Bulletin*, 33: 351–356.

- FUJISAWA, T. & BARRACLOUGH, T.G. (2013) Delimiting species using Single-Locus Data and the Generalized Mixed Yule Coalescent Approach: a revised method and evaluation on simulated data sets. *Systematic Biology*, 65: 707–724.
- GAMARRA, P. & OUTERELO, R. (1986) Diversos casos teratológicos en estafilinoideos (Coleoptera: Staphylinioidea). *Actas VIII Jornadas de la Asociación Española de Entomología*. Sevilla. pp. 539–547.
- GANGLBAUER, L. (1900) Revision der europäisch-mediterranen arten der blinden Bembidiinen Genera. *Verhandlungen der kaiserlich-königlichen zoologisch-botanischen Gesellschaft in Wien*, 50: 151–184.
- GARCÍA-CASTELLANOS, D., ESTRADA, F., JIMÉNEZ-MUNT, I., GORINI, C., FERNÁNDEZ, M., VERGÉS, J. & DE VICENTE, R. (2009) Catastrophic flood of the Mediterranean after the Messinian salinity crisis. *Nature*, 462: 778–781.
- GHANNEM, S., ZRELLI, S. & BOUMAIZA, M. (2015) New teratological record in Carabidae (Insecta: Coleoptera) from Tunisia. *Arquivos Entomológicos*, 14: 127–129.
- GIACHINO, P.M. (2005) Revision of the Australian Anillina (Coleoptera, Carabidae, Bembidiini). In: DACCORDI, M. & GIACHINO, P.M. (Eds.) *Results of the Zoological Missions to Australia of the Regional Museum of Natural Sciences of Turin. II. Monografie del Museo regionale di Scienze naturali*, Torino, 42: 137–238.
- GIACHINO, P.M. (2008) New genera and species of Anillina (Coleoptera Carabidae Bembidiini) from Madagascar and Seychelles Islands, with notes about their origin and distributions. *Bollettino del Museo Civico di Storia Naturale di Verona*, 32: 91–136.
- GIACHINO, P.M. (2015) New Anillina from South Africa, Tanzania, Madagascar and Seychelles Islands (Coleoptera: Carabidae: Bembidiini). *Fragmenta Entomologica*, 47: 15–31.
- GIACHINO, P.M. & SCIAKY, R. (2002) A new genus and two species of Anillini from the Lesser Antilles (Coleoptera; Carabidae; Bembidiini). *Elytron*, 16: 31–40.
- GIACHINO, P.M. & VAILATI, D. (2010) *The Subterranean Environment. Hypogean Life, Concepts and Collecting Techniques*. WBA Handbooks. Verona. 132 pp.
- GIACHINO, P.M. & VAILATI, D. (2011) Review of the Anillina of Greece (Coleoptera, Carabidae, Bembidiini). *Biodiversity Journal, Monograph* 1: 1–112.
- GIACHINO, P.M. & VAILATI, D. (2012) Review of the Anillina of Macedonia and description of two new species of *Prioniomus* from Greece (Coleoptera, Carabidae). *Fragmenta entomologica*, 44: 33–64.
- GIACHINO, P.M., GUÉORGUIEV, B. & VAILATI, D. (2011) A new remarkable subterranean beetle of the Rhodopes: *Paralovricia* gen. n. *beroni* sp. n. belonging to Lovriciina new subtribe (Coleoptera, Carabidae, Trechinae, Bembidiini). *ZooKeys*, 117: 59–72.
- GIGLIO, A., BRANDMAYR, P., FERRERO, E.A., PERROTA, E., ROMEO, M., ZETTO, T. & TALARICO, F. (2008) Comparative antennal morphometry and sensilla distribution pattern of three species of Siagoninae (Coleoptera, Carabidae). In: PENEV, L. ERWIN, T. & ASSMANN, T. (Eds.) *Back to the Roots and Back to the Future*. Ed. Pensoft. Sofia, Moscow, pp 143–158.
- GOLOBOFF, P.A., FARRIS, J.S. & NIXON, K.S. (2008) TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics*, 24: 774–786.

- GUÉORGUIEV, B.V. (2014) *Eustra petrovi* sp. nov. - first record of a troglobitic Ozaenini from China (Coleoptera: Carabidae: Paussinae). *Journal of Insect Biodiversity*, 2: 1–9.
- GREBENNIKOV, V.V. (2002) Description of first-instar *Geocharidius* Jeannel larva (Coleoptera: Carabidae: Trechitae) with a discussion on the phylogeny of Anillina. *European Journal of Entomology*, 99: 523–527.
- GREBENNIKOV, V.V. (2008) *Tasmanitachoides* belongs to Trechini (Coleoptera: Carabidae): discovery of the larva, its phylogenetic implications and revised key to Trechitae genera. *Invertebrate Systematics*, 22: 479–488.
- GREBENNIKOV, V.V. (2010) First *Alaocybites* weevil (Insecta: Coleoptera: Curculionoidea) from the Eastern Palaearctic: a new microphthalmic species and generic relationships. *Arthropod Systematics and Phylogeny*, 68: 331–365.
- GREBENNIKOV, V.V. & MADDISON, D.R. (2005) Phylogenetic analysis of Trechitae (Coleoptera: Carabidae) based on larval morphology, with a description of first-instar *Phrypeus* and a key to genera. *Systematic Entomology*, 30: 38–59.
- GREBENNIKOV, V., BULIRSCH, P. & MAGRINI, P. (2009) Discovery of *Antireicheia* in Cameroon with description of four new species and discussion on phylogeny and distribution of endogean Reicheiina (Coleoptera: Carabidae: Scaritinae: Clivinini). *Zootaxa*, 2292: 1–14.
- HERNANDO, C. (2000) Description of a new *Microtyphlus* from the Catalanian Littoral Mountain Range (NE Iberian Peninsula) (Coleoptera: Carabidae: Anillini). *Entomological Problems*, 31: 39–40.
- HERNANDO, C. & FRESNEDA, J. (1993) *Hypotyphlus lidiae* n.sp. e *Hypotyphlus ribagorzanus* (Bolívar, 1919) del Pirineo de Huesca (España). *Zapateri*, 3: 47–52.
- HERNANDO, C., RIBERA, I., PAGOLA, S., ZABALEGUI, I. & IZQUIERDO, A. (2006) *Biodiversidad de coleópteros edáficos en la Comunidad Autónoma Vasca*. Gobierno Vasco, Departamento de Medio Ambiente y Ordenación del Territorio. 80 pp.
- HILGEN, F.J., IACCARINO, S., KRIJGSMAN, W., VILLA, G. LANGEREIS, C.G. & ZACHARIASSE, W.J. (2000) The Global Boundary Stratotype Section and Point (GSSP) of the Messinian Stage (uppermost Miocene). *Episodes*, 23: 172–178.
- HSÜ, K.J. (1983) *The Mediterranean was a desert. A voyage of the Glomar Challenger*. Princeton University Press, New Jersey. 216 pp.
- JEFFERY, S., GARDI, C., JONES, A., MONTANARELLA, L., MARMO, L., MIKO, L., RITZ, K., PERES, G., RÖMBKE J. & VAN DER PUTTEN, W. H. (eds.), (2010) *European Atlas of Soil Biodiversity*. European Commission, Publications Office of the European Union, Luxembourg. 128 pp.
- JEANNE, C. (1973) Sur la classification des Bembidiides endogés de la région Euro-méditerranéenne (Col. Carabidae, Bembidiinae, Anillini). *Nouvelle Revue d'Entomologie*, 3: 83–102.
- JEANNEL, R. (1937) Les Bembidiides endogés (Col. Carabidae). Monographie d'une lignée gondwanienne. *Revue Française d'Entomologie*, 3: 241–396.
- JEANNEL, R. (1941) *Coléoptères Carabiques I. Faune de France. Vol. 39*. Lechevalier, Paris, 1572 pp.
- JEANNEL, R. (1950) *Coléoptères Psélaphides. Faune de France. Vol. 53*. Lechevalier, Paris, 421 pp.

- JEANNEL, R. (1963) Monographie des Anillini, Bembidiides endogés (Col. Trechidae). *Memories Museum National d'Histoire Naturelle (N.S) Zoologie*, 28: 33–204.
- JENNY, H. (1994) Factors of soil formation: a system of quantitative pedology. Ed. Dover Publications, Inc.: New York, [Originally published: New York: McGraw-Hill, 1941], 191 pp.
- JIMÉNEZ-MORENO, G., POPESCU, S.M., IVANOV, D. & SUC, J.P. (2007) Neogene flora, vegetation and climate dynamics in southeastern Europe and northeastern Mediterranean according to pollen records. In: Williams, M., Haywood, A.M., Gregory, F.J. & Schmidt, D.N. (Eds.) *Deep-Time Perspectives on Climate Change: Marrying the Signal from Computer Models and Biological Proxies*. The Micropalaeontological Society, Special Publications. The Geological Society, London, pp. 503–516.
- JUBERTHIE, C., BOUILLON, M. & DELAY, B. (1980) Extension du milieu souterrain en zone non calcaire: description d'un nouveau milieu et de son peuplement par les Coléoptères troglobies. *Memoires de Biospeologie*, 7: 19–52.
- JUBERTHIE, C. & MASSOUD, Z. (1977) L'équipement sensorial de l'antenne d'un coleoptere troglobie, *Aphaenops cryticola* Linder (Coleoptera: Trechinae). *International Journal of Insect Morphology and Embryology*, 6: 147–160.
- JUBERTHIE, C. & MASSOUD, Z. (1980) Sur différents types d'organisation sensorielle antennaire chez les coléoptères Trechinae troglobies et description d'un type original de récepteur chez *Rakantrechus etoi*. *Mémoires de Biospéologie*, 7: 353–364.
- KATOH, K., MISAWA, K., KUMA, K. & MIYATA, T. (2002) MAFFT: a novel method for rapid multiple sequence alignment based on fast Fourier transform. *Nucleic Acids Research*, 30: 3059–3066.
- KATOH, K. & TOH, H. (2008a) Recent developments in the MAFFT multiple sequence alignment program. *Briefings in Bioinformatics*, 9: 286–298.
- KATOH, K. & TOH, H. (2008b) Improved accuracy of multiple ncRNA alignment by incorporating structural information into a MAFFT-based framework. *BMC Bioinformatics*, 9: 212.
- KIM, J.L. & YAMAKASI, T. (1996) Sensilla of *Carabus (Isiocarabus) fiduciaries saishutoicus* Csiki (Coleoptera: Carabidae). *International Journal of Insect Morphology and Embryology*, 25: 153–172.
- KOCHER, L. (1963) Catalogue commenté des Coléopterès du Maroc. Fascicule I. Carabiques. *Travaux de l'Institut Scientifique Chérifien, Série Zoologie*, 27: 1–170.
- LAWRENCE, J.F. (1991) Order Coleoptera: general discussion, family key, many family treatments [pp. 144–658]. In: Stehr, F.W. (ed.) *Inmature insects. Vol. 2*. Kendall/Hunt Publishing Co., Dubuque, Iowa, xvi + 975 pp.
- LIU, Z., PAGANI, M., ZINNIKER, D., DECONTO, R., HUBER, M., BRINKHUIS, H., SHAH, S.R., MARK LECKIE, R. & PEARSON, A. (2009) Global cooling during the Eocene-Oligocene Climate Transition. *Science*, 5918: 1187–1190.
- LÖBL, I. & SMETANA, A. (2003) *Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Vol. 1*. Apollo Books, Steenstrup, 819 pp.

- LORENZ, W. (2005) *Systematic list of extant ground beetles of the world (Insecta Coleoptera "Geodephaga": Trachypachidae and Carabidae incl. Paussinae, Cicindelinae, Rhysodinae)*. Second edition. Tutzing, Germany, 530 pp.
- MACHADO, A. (1992) *Monografía de los Carábidos de las Islas Canarias (Insecta, Coleoptera)*. La Laguna: Instituto de Estudios Canarios, 734 pp.
- MADDISON, W.P. & MADDISON, D.R. (2007) Mesquite: a modular system for evolutionary biology. Version 2.0 <http://mesquiteproject.org>.
- MADDISON, D.R. & OBER, K.A. (2011) Phylogeny of minute carabid beetles and their relatives based upon DNA sequence data (Coleoptera, Carabidae, Trechinae). In: Erwin T (Ed) *Proceedings of a symposium honoring the careers of Ross and Joyce Bell and their contributions to scientific work*. Burlington, Vermont, 12–15 June 2010. *ZooKeys*, 147: 229–260.
- MAGRINI, P. (2000) Due nuovi *Typhlocharis* Dieck, 1869 di Spagna (Insecta, Coleoptera, Carabidae). *Quaderno di studi e notizie di storia naturale della Romagna*, 13 (suppl.): 1–10.
- MAGRINI, P. (2013) Note sugli *Hypotyphlus* Jeannel, 1937 circumtirrenici con descrizione di una nuova specie del Lazio. *Fragmenta Entomologica*, 45: 25–40.
- MAGRINI, P. (2014) Revisione delle specie del genere *Anillus* Jacquelin du Val, 1851 di Italia e Corsica, con descrizione di una nuova specie (Coleoptera, Carabidae, Bembidiini, Anillina). *Annali del Museo Civico di Storia Naturale "Giacomo Doria"*, 106: 133–171.
- MARQUES DOS SANTOS, G. (2012) On immature and adult forms of *Trichognathus marginipennis* Latreille, 1829 (Coleoptera, Carabidae, Galeritini). *ZooKeys*, 212: 45–62.
- MARSEUL, M. (1873) Mémoires D'Entomologie. *L'Abeille*, 9: 1–448.
- MARTINEZ, A, DI DOMENICO, M., ROUSE, G.W. & WORSAC, K. (2014) Phylogeny and systematics of Protodrilidae (Annelida) inferred with total evidence analyses. *Cladistics*, 31: 250–276.
- MATEU, J. (1980) Un nouveau Anillini tetramere, gen. & sp. nov. recolté dans les grottes du Pérou. *Mémoires de Biospéléologie*, 7: 201–207.
- MATEU, J. & ETONTI, M. (2002) *Perucharidius andinus* gen. n., sp. n. di Anillini del Perú settentrionale (Coleoptera: Carabidae: Anillini). *Atti del Museo Civico di Storia Naturale (Trieste)*, 49: 129–132.
- MAYR, E. (1969) *Principles of Systematic Zoology*. McGraw-Hill, New York, pp 428.
- MCHUGH, J.V. & LIEBHERR, J.K. (2009) Coleoptera (beetles, weevils, fireflies). In Resh, V.H. & Cardé, R.T. (eds.) *Encyclopedia of insects* (2nd ed.). Ed. Academic Press/Elsevier, San Diego & London, pp. 183–201.
- MERIVÉE, E., PLOOMI, A., RAHI, M., LUIK, A. & SAMMELSELG, V. (2000) Antennal sensilla of the ground beetle *Bembidion lampros* Hbst. (Coleoptera, Carabidae). *Acta Zoologica*, 81: 339–350.
- MERIVÉE, E., PLOOMI, A., LUIK, A. & SAMMELSELG, V. (2001) Antennal sensilla of the ground beetle *Platynus dorsalis* (Pontoppidan, 1763) (Coleoptera, Carabidae). *Microscopy Research and Technique*, 55: 339–349.

- MERIVEE, E., PLOOMI, A., RAHI, M., BRESCIANI, J., RAVN, H.P., LUIK, A. & SAMMELSELG, V. (2002) Antennal sensilla of the ground beetle *Bembidion properans* Steph. (Coleoptera, Carabidae). *Micron*, 33: 429–440.
- MILLER, M., PFEIFFER, W. & SCHWARTZ, T. (2010) Creating the CIPRES Science Gateway for inference of large phylogenetic trees. In: *Proceedings of the Gateway Computing Environments Workshop (GCE)*. New Orleans, LA, pp. 1–8.
- MOEN, D. & MORLON, H. (2014) Why does diversification slow down? *Trends in Ecology & Evolution*, 29: 190–197.
- MORA, C., TITTENSOR, D.P., ADL, S., SIMPSON, A.G.B. & WORM, B. (2011) How Many Species Are There on Earth and in the Ocean? *PLoS Biology*, 9 (8): e1001127.
- NEARY, D.G.; RYAN, K.C. & DEBANO, L.F. (eds.) (2005) (revised 2008). *Wildland fire in ecosystems: effects of fire on soils and water*. Gen. Tech. Rep. RMRS-GTR-42-vol.4. Ogden, UT: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station. 250 p.
- NORMAND, H. (1911) Description d'un nouveau procédé de capture de Coléoptères hypogés. *L'Echange*, 315: 114–116 & 124–126.
- NORMAND, H. (1915) Coléoptères nouveaux de la faune tunisienne (8^e note). *Bulletin de la Société Entomologique de France*, pp. 306–308.
- NOVOA, F. (1978) Descripción de un nuevo *Anillini* (Col. Carabidae) de la sierra de Guadarrama (España central). *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural*, 76: 177–180.
- OBER, K.A. (2002) Phylogenetic relationships of the carabid subfamily Harpalinae (Coleoptera) based on molecular sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 24: 227–247.
- ORTUÑO, V.M. (1988) Descripción de un nuevo *Typhlocharis* de la provincia de Ciudad Real, España (Coleoptera, Trechidae). *Elytron*, 2: 89–85.
- ORTUÑO, V.M. (1994) Genitalia femenina y afinidades de los Patrobidae Chaudoir, 1871 ibéricos (Coleoptera, Caraboidea). *Boletín de la Asociación española de Entomología*, 18: 187–200.
- ORTUÑO, V.M. (1997) Description of a new *Hypotyphlus* Jeannel from the Sistema Central Mountain range in Spain and comments on *Hypotyphlus guadarramus* (Ehlers) (Coleoptera: Trechidae). *The Coleopterists Bulletin*, 51: 217–221.
- ORTUÑO, V.M. (2000) Nueva especie de *Typhlocharis* Dieck, 1869, de la península Ibérica (Coleoptera, Carabidae, Trechinae). *Bulletin de la Société entomologique de France*, 105: 279–284.
- ORTUÑO, V.M. (2005) A new endogaeic ground beetle from eastern Spain: *Typhlocharis gonzaloi* sp. n. (Coleoptera: Carabidae: Anillini). *Revue Suisse de Zoologie*, 112: 639–646.
- ORTUÑO, V.M. & HERNÁNDEZ, J. (1993) Diversos casos teratológicos en Coleoptera. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural (Sección Biología)*, 89: 163–179.
- ORTUÑO, V.M. & GILGADO, J.D. (2011) Historical perspective, new contributions and an enlightening dispersal mechanism for the endogean genus *Typhlocharis* Dieck 1869 (Coleoptera: Carabidae: Trechinae). *Journal of Natural History*, 45: 1233–1256.

- ORTUÑO, V.M. & SENDRA, A. (2007) Taxonomie, systématique et biologie d'un exceptionnel Anillini troglobie (Coleoptera: Carabidae: Trechinae) *Aphaenotyphlus alegrei* Español & Comas, 1985. *Annales de la Société Entomologique de France (Nouvelle Série)*, 43: 297–310.
- ORTUÑO, V.M. & SENDRA, A. (2010) Description *Microtyphlus* (*Speleotyphlus*) *infernalis* n.sp. from Valencia (eastern Iberian Peninsula), and review of the present state of knowledge of this hypogean subgenus (Coleoptera: Carabidae: Anillini). *Revue Suisse de Zoologie*, 117: 169–183.
- ORTUÑO, V.M. & SENDRA, A. (2011) A new hypogean species of Iberian *Microtyphlus* and review of the taxonomic position of *Speleotyphlus* and *Aphaenotyphlus* Dieck, 1869 (Coleoptera: Carabidae: Trechinae). *Zootaxa*, 2862: 56–68.
- ORTUÑO, V.M. & VIQUE, I.M. (2007) Descripción de algunos Carábidos teratomorfos (Coleoptera: Adephaga: Carabidae). *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, 40: 463–469.
- ORTUÑO, V.M. & ZABALLOS, J.P. (1988) Diversos casos teratológicos en carábidos (Coleoptera, Caraboidea). *Actas III Congreso Ibérico de Entomología*, pp. 789–796.
- PACE, R. (1996) *Coleoptera. Staphylinidae. Leptotyphlinae. Fauna d'Italia*, 34. Edizioni Calderini, Bologna, 328 pp.
- PARISI, V. (1979) *Biología y ecología del suelo*. Barcelona Blume, Barcelona, 169 pp.
- PAVESI, J.P. (2010) Ridefinizione del genere *Prioniomus* Jeannel, 1937 e descrizione di *Prioniomus cassiopaeus* n. sp. dell'isola di Kérkyra (Grecia, Isole Ionie) (Coleoptera, Carabidae). *Fragmenta Entomologica*, 42: 415–448.
- PELLICER-CATALÁN, M. (1998) La colonización fenicia en Portugal. *SPAL: Revista de Prehistoria y Arqueología de la Universidad de Sevilla*, 7: 93–106.
- PÉREZ-GONZÁLEZ, S. & ZABALLOS, J.P. (2012) Re-description of two species of *Typhlocharis* (Coleoptera: Carabidae: Anillini) and revision of the models of female genitalia within the genus. *Zootaxa*, 3279: 46–62.
- PÉREZ-GONZÁLEZ, S. & ZABALLOS, J.P. (2013a) Four new species of *Typhlocharis* (*baetica* group) (Coleoptera: Carabidae: Anillini) from southwestern Iberian Peninsula with notes on their biogeographical and morphological implications. *Systematic Entomology*, 38: 104–122.
- PÉREZ-GONZÁLEZ, S. & ZABALLOS, J.P. (2013b) Antennal morphology of the endogean carabid genus *Typhlocharis* (Coleoptera: Carabidae: Anillini): description of sensilla and taxonomic implications. *Journal of Morphology*, 274: 809–823.
- PÉREZ-GONZÁLEZ, S. & ZABALLOS, J.P. (2013c) Tarsal tetramery and extreme size reduction in Anillini (Coleoptera, Carabidae, Trechinae): the case of *Typhlocharis* Dieck, 1869; description of three new species and definition of a new intra-generic species group. *Zootaxa*, 3682: 249–269.
- PÉREZ-GONZÁLEZ S., ZABALLOS J.P. & GHANNEM S. (2013) Intraspecific variation in *Typhlocharis* Dieck, 1869 (Coleoptera, Carabidae, Anillini): the case of two new species of the *baetica* group. *Zootaxa*, 3710: 46–60.
- PLEIJEL, F. (1995) On character coding for phylogeny reconstruction. *Cladistics*, 11: 309–315.

- PLOOMI, A., MERIVEE, E., RAHI, M., BRESCIANI, J., RAVN, H.P., LUIK, A. & SAMMELSEG, V. (2003) Antennal sensilla in ground beetles (Coleoptera, Carabidae). *Agronomy Research*, 1: 221–228.
- PONS, J., BARRACLOUGH, T., GOMEZ-ZURITA, J., CARDOSO, A., DURAN, D., HAZELL, S., KAMOUN, S., SUMLIN, W. & VOGLER, A. (2006) Sequence-Based Species Delimitation for the DNA Taxonomy of Undescribed Insects. *Systematic Biology*, 55: 595–609.
- RAMBAUT, A. (2012) FigTree v.1.4.2 Available at: 724 <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree/>.
- RAMBAUT, A. & DRUMMOND, A.J. (2010) TreeStat v1.6.1: tree statistic calculation tool.
- RAMBAUT, A., SUCHARD, M.A., XIE, D. & DRUMMOND, A.J. (2014) Tracer v1.6, Available from <http://beast.bio.ed.ac.uk/Tracer>.
- ROIG-JUÑENT, S. & CICCHINO, A.C. (2001) *Chaltenia patagonica*, new genus and species belonging to Chalteniina, a new subtribe of Zolini (Coleoptera: Carabidae). *Canadian Entomologist*, 113: 651–670.
- RONQUIST, F. & HUELSENBECK, J.P. (2003) MRBAYES 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics*, 19: 1572–1574.
- ROUCHY, J.M. & CARUSO, A. (2006) The Mediterranean basin: a re-appraisal of the data and an integrated scenario. *Sedimentary Geology*, 188, 35–68.
- SALGADO, J.M., OUTERELO, R., GAMARRA, P., BLAS, M., VÁZQUEZ, X. & OTERO, J.C. (2004) Coleópteros [pp. 741–811] En: Barrientos, J.A. (ed.) *Curso Práctico de Entomología*. Manuales de la Universitat Autònoma de Barcelona, 41. Asociación Española de Entomología, Centro Iberoamericano de la Biodiversidad, Universitat Autònoma de Barcelona. Alicante, Bellaterra, 947 pp.
- SANTAMARÍA, S. (1989) Two new species of *Laboulbenia* (Laboulbeniales) parasitic on endogean carabid beetles. *Mycotaxon*, 35: 163–168.
- SANTAMARÍA, S. (2001) Los Laboulbeniales, un grupo enigmático de hongos parásitos de insectos. *Lazaroa*, 22: 3–19.
- ROSSI, W. & SANTAMARÍA, S. (2008) New Laboulbeniales parasitic on endogean ground beetles. *Mycologia*, 100: 636–641.
- SCHULDT, A. & ASSMANN, T. (2011) Belowground carabid beetle diversity in the western Palaearctic – effects of history and climate on range-restricted taxa (Coleoptera, Carabidae). In: Kotze DJ, Assmann T, Noordijk J, Turin H, Vermeulen R (Eds) *Carabid Beetles as Bioindicators: Biogeographical, Ecological and Environmental Studies*. ZooKeys, 100: 461–474.
- SCHULER, L. (1960) Les spermathèques dans la tribu des Bembidiini Jeannel (Col. Trechidae). *Revue Française d'Entomologie*, 27: 24–47.
- SERRANO, A.R.M. & AGUIAR, C.A.S. (2000) Description of two new endogean beetle species (Coleoptera; Carabidae) from Portugal. *Boletim da Sociedade Portuguesa de Entomologia*, 7: 149–158.
- SERRANO, A.R.M. & AGUIAR, C.A.S. (2001) Three new endogean beetle species (Coleoptera; Carabidae) from Portugal. *The Coleopterist Bulletin*, 51: 172–180.
- SERRANO, A.R.M. & AGUIAR, C.A.S. (2002) The genus *Typhlocharis* Dieck, 1869 (Coleoptera, Carabidae) in Portugal: description of two new species and faunistic notes. *Boletim da Sociedade Portuguesa de Entomologia*, 7: 181–197.

- SERRANO, A.R.M. & AGUIAR, C.A.S. (2004) Three new species of the genus *Geocharis* Ehlers, 1883 from Portugal (Coleoptera, Carabidae). *Graellsia*, 60: 71–80.
- SERRANO, A.R.M. & AGUIAR, C.A.S. (2006a) Two new species of *Typhlocharis* Dieck, 1869 (Coleoptera, Carabidae) from Portugal and notes on the related species *Mitteilungen aus dem Museum für Naturkunde Berlin, Deutsche Entomologische Zeitschrift*, 53: 223–234.
- SERRANO, A.R.M. & AGUIAR, C.A.S. (2006b) Two new species of *Typhlocharis* Dieck, 1869 of the *silvanoides* group from Portugal (Coleoptera, Carabidae). *Animal Biodiversity and Conservation*, 29: 9–18.
- SERRANO, A.R.M. & AGUIAR, C.A.S. (2008a) Two new species of *Typhlocharis* Dieck, 1869 (Coleoptera, Carabidae) from Portugal: Description and notes on related species. *Graellsia*, 64: 281–293.
- SERRANO, A.R.M. & AGUIAR, C.A.S. (2008b) A new species of the genus *Geocharis* Ehlers, 1883 and some faunistic data on endogean carabids from Portugal (Coleoptera: Carabidae). *Revue Suisse de Zoologie*, 115: 779–788.
- SERRANO, A.R.M. & AGUIAR, C.A.S. (2011) Two new species of the genus *Geocharis* Ehlers, 1883 and new data on Anillina species from Portugal (Coleoptera: Carabidae). *Zootaxa*, 3116: 33–46.
- SERRANO, A.R.M. & AGUIAR, C.A.S. (2012) Four new species of the genus *Geocharis* Ehlers, 1883 (Coleoptera: Carabidae) from Portugal and notes on related species. *Elytron*, 25: 87–110.
- SERRANO, A.R.M. & AGUIAR, C.A.S. (2014) The genus *Typhlocharis* Dieck, 1869 (Coleoptera: Carabidae): description of a new species from Portugal and remarks on the external microsculpture of the last abdominal sternum “belt”. *Annales de la Société entomologique de France*, 50: 202–212.
- SERRANO, A.R.M., AGUIAR, C.A. & PROENÇA, S.J. (2005) Two new species of *Typhlocharis* Dieck of the *gomezi* species group from Portugal (Coleoptera: Carabidae). *The Coleopterist Bulletin*, 59: 239–249.
- SERVICIO GEOGRÁFICO DEL EJÉRCITO (ESPAÑA) (1978) *Mapa de la península Ibérica, Baleares y Canarias*. Escala 1:800.000. Proyección U.T.M. Elipsoide Hayford. España.
- SHULL, V.L., VOGLER, A.P., BAKER, M.D., MADDISON, D.R. & HAMMOND, P.M. (2001) Sequence alignment of 18S ribosomal RNA and the basal relationships of adephagan beetles: evidence for monophyly of aquatic families and the placement of Trachypachidae. *Systematic Biology*, 50: 945–969.
- SIMON, C., FRATI, F., BECKENBACH, A., CRESPI, B., LIU, H. & FLOOK, P. (1994) Evolution, weighting and phylogenetic utility of mitochondrial gene sequences and a compilation of conserved polymerase chain reaction primers. *Annals of the Entomological Society of America*, 87: 651–702.
- SOKOLOV, I.M. (2012) Five new species of *Anillinus* Casey from Alabama with a key to the Alabama species (Carabidae: Trechinae: Bembidiini). *Annals of Carnegie Museum*, 81: 61–71.
- SOKOLOV, I.M. (2013) A new genus and eight new species of the subtribe Anillina (Carabidae, Trechinae, Bembidiini) from Mexico, with a cladistic analysis and some notes on the evolution of the genus. *ZooKeys*, 352: 51–92.

- SOKOLOV, I.M. (2015) Review of the species of *Pelodiaetodes* Moore (Coleoptera: Carabidae: Bembidiini: Anillina) of New Zealand. *Zootaxa*, 3963: 561–582.
- SOKOLOV, I.M., & CARLTON, C.E. (2010) New species of *Anillinus* Casey (Carabidae: Trechinae: Bembidiini) from the Southern Appalachians and phylogeography of the *A. loweae* species group. *Zootaxa*, 2502: 1–23.
- SOKOLOV, I.M., & CARLTON, C.E. (2012) Species of *Anillinus* Casey (Coleoptera: Carabidae: Trechinae) described from Brazil and their relation to North American representatives of the genus. *The Coleopterists Bulletin*, 66: 245–249.
- SOKOLOV, I.M., CARLTON, C.E. & CORNELL, J.F. (2004) Review of *Anillinus*, with descriptions of 17 new species and a key to soil and litter species (Coleoptera: Carabidae: Trechinae: Bembidiini). *The Coleopterists Bulletin*, 58: 185–233.
- SOKOLOV, I.M., SOKOLOVA, Y.Y. & CARLTON, C.E. (2007) New species of *Anillinus* Casey (Carabidae: Trechinae: Bembidiini) from Great Smoky Mountains National Park, U.S.A. and phylogeography of the *A. langdoni* species group. *Zootaxa*, 1542: 1–20.
- SOKOLOV, I.M. & KAVANAUGH, D.H. (2014) The *integripennis* species group of *Geocharidius* Jeannel, 1963 (Carabidae, Bembidiini, Anillina) from Nuclear Central America: a taxonomic review with notes about biogeography and speciation. *ZooKeys*, 443: 61–118.
- SOKOLOV, I.M., REDDELL, J.R. & KAVANAUGH, D.H. (2014) Life beneath the surface of the central Texas Balcones Escarpment: genus *Anillinus* Casey, 1918 (Coleoptera, Carabidae, Bembidiini): new species, a key to the Texas species and notes about their way of life and evolution. *ZooKeys*, 417: 71–101.
- STAMATAKIS, A. (2006) RAxML-VI-HPC: maximum likelihood-based phylogenetic analyses with thousands of taxa and mixed models. *Bioinformatics*, 22: 2688–90.
- STÖCK, M., SICILIA, A., BELFIORE, N., BUCKLEY, D., LO BRUTTO, S., LO VALVO, M. & ARCULEO, M. (2008) Post-Messinian evolutionary relationships across the Sicilian channel: mitochondrial and nuclear markers link a new green toad from Sicily to African relatives. *BMC Evolutionary Biology*, 8: 56–74.
- TALAVERA, G., DINCĂ, V., VILA, R. (2013) Factors affecting species delimitations with the GMYC model: insights from a butterfly survey. *Methods in Ecology and Evolution*, 4: 1101–1110.
- TORIBIO, M. & BELTRÁN, J.M. (1993) Un nuevo Anillini Jeannel, 1937 de la provincia de Alicante. España (Coleoptera, Trechidae, Anillini). *Zapateri*, 3: 73–77.
- TULLGREN, A. (1918) Ein sehr einfacher Ausleseapparat für terricole Tierfaunen. *Zeitschrift für angewandte Entomologie*, 4: 149–150.
- VIGNA-TAGLIANTI, A. (1972) Un nuovo *Typhlocharis* di Spagna. (Col., Carab.). *Bolletino della Società Entomologica Italiana*, 104: 148–156.
- VIGNA-TAGLIANTI, A. (1973) The Anillini of Mexico and Guatemala (Coleoptera, Carabidae). *Accademia Nazionale dei Lincei*, Roma, 1971: 307–324.
- VIVES, J., ESCOLÀ, O. & VIVES, E. (2002) Dos nuevas especies de Anillini cavernícolas pertenecientes al género *Speleotyphlus* Jeanne, 1973 (Coleoptera, Carabidae). *Animal Biodiversity and Conservation*, 25: 95–99.
- WIENS, J. J. (1999) Polymorphism in systematics and comparative biology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 30: 327–362.

- WRAY, C.G., LEE, J.J. & DESALLE, R. (1993) Extraction and enzymatic characterization of foraminiferal DNA. *Micropaleontology*, 39: 69–73.
- ZABALLOS, J.P. (1983) Descripción de *Typhlocharis* (*Microcharidius*) *belenae* nov. sp. *Actas del I Congreso Ibérico de Entomología*, 2: 545–553.
- ZABALLOS, J.P. (1986a) Le cas de *Typhlocharis diecki* Ehlers et redescription de l'especie (Col. Trechidae). *Bulletin Société Linnéenne de Bordeaux*, 14: 143–150.
- ZABALLOS, J.P. (1986b) Descripción y comentarios de un nuevo *Typhlocharis* (Coleoptera, Trechidae) de los Montes de Toledo (España central). *Annali del Museo Civico di Storia Naturale Giacomo Doria*, 260: 1–7.
- ZABALLOS, J.P. (1989a) Un nuevo *Geocharis* (Coleoptera, Trechidae) de la Sierra de Gredos (España). *Elytron*, 3: 143–147.
- ZABALLOS, J.P. (1989b) Dos nuevas especies de *Typhlocharis* de la Sierra de Gredos. *Annali del Museo Civico di Storia Naturale di Genova*, 87: 275–284.
- ZABALLOS, J.P. (1990) Un nuevo *Geocharis* de Extremadura (España) (Coleoptera, Trechidae). *Bolletino del Museo Regionale di Scienze Naturali Torino*, 8: 403–409.
- ZABALLOS, J.P. (1991) Dos nuevos *Typhlocharis* de Extremadura (España) (Coleoptera, Trechidae). *Nouvelle Revue d'Entomologie*, 8: 331–336.
- ZABALLOS, J.P. (1998) Un nuevo *Geocharis* de Almería (Coleoptera, Caraboidea, Trechidae, Anillini). *Zoologica Baetica* [1997], 61: 61–81.
- ZABALLOS, J.P. (2003) Carabidae: Trechinae: Anillini. In: Löbl, I. & Smetana, A. (Eds.), *Catalogue of Palaearctic Coleoptera, Vol. 1*. Stenstrup: Apollo Books, pp. 237–241.
- ZABALLOS, J.P. (2005) Los *Geocharis* Ehlers, 1883 de Marruecos y Cádiz (España) (Coleoptera, Carabidae, Trechinae, Anillini). *Graellsia*, 61: 61–81.
- ZABALLOS, J.P. & BANDA, E. (2000) Nueva especie de *Pseudanillus* Bedel, 1896 de Marruecos (Coleoptera: Caraboidea: Trechidae: Anillini). *Elytron* [1999], 13: 165–172.
- ZABALLOS, J.P. & BANDA, E. (2001) Sistemática del género *Typhlocharis*. Las especies del grupo *T. baetica* (Coleoptera: Carabidae). *Fragmenta Entomologica*, 33: 51–79.
- ZABALLOS, J. P. & FARINÓS, G. P. (1995) Systematics of the genus *Typhlocharis* Dieck: the *T. gomezi* species group (Coleoptera: Caraboidea: Trechidae). *The Coleopterists Bulletin*, 49: 89–95.
- ZABALLOS, J.P. & JEANNE, C. (1987) Un nouveau *Typhlocharis* de la province de Badajoz, Espagne (Coleoptera, Trechidae). *Nouvelle Revue d'Entomologie*, 4: 93–96.
- ZABALLOS, J.P. & JEANNE, C. (1994) *Nuevo catálogo de los Carábidos (Coleoptera) de la península Ibérica*. Monografías de la Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza, 159 pp.
- ZABALLOS, J.P. & ORTUÑO, V. M. (1988) *Typhlocharis rifensis* Coiffait, 1969, sinónimo de *T. silvanoides* Dieck, 1869 (Col. Trechidae). *Elytron*, 2: 63–67.
- ZABALLOS, J.P. & PÉREZ-GONZÁLEZ, S. (2010a) *Typhlocharis algarvensis* Coiffait, 1971: nueva descripción y afinidades (Coleoptera, Caraboidea, Trechidae). *Graellsia*, 66: 149–156.

- ZABALLOS, J.P. & PÉREZ-GONZÁLEZ, S. (2010b) *Typhlocharis* vicariantes del estrecho de Gibraltar. I: *Typhlocharis armata* Coiffait, 1969 (Coleoptera, Caraboidea, Trechidae). *Graellsia*, 66: 221–232.
- ZABALLOS, J.P. & PÉREZ-GONZÁLEZ, S. (2011a) A new species of *Typhlocharis* Dieck, 1869 (Coleoptera: Carabidae: Anillini) from South Spain, with notes on the phylogenetic value of sexually related characters and the presence of stridulatory organ (*pars stridens*) in the genus. *Zootaxa*, 2786: 42–50.
- ZABALLOS, J.P. & PÉREZ-GONZÁLEZ, S. (2011b) *Typhlocharis* vicariantes del estrecho de Gibraltar. II: *Typhlocharis silvanoides* Dieck, 1869 (Coleoptera, Caraboidea, Trechidae). *Graellsia*, 67: 135–149.
- ZABALLOS, J.P. & RUÍZ-TAPIADOR, I. (1995) Descripción de *Typhlocharis carmenae* sp. n. de España (Coleoptera: Trechidae: Anillini). *Elytron*, 8: 217–222.
- ZABALLOS, J.P. & RUÍZ-TAPIADOR, I. (1997) Nuevos *Typhlocharis* Dieck (Coleoptera: Caraboidea: Trechidae) de España. *Graellsia*, 52: 95–106.
- ZABALLOS, J.P. & WRASE, D. (1998) Tres nuevos *Typhlocharis* Dieck, 1869 (Coleoptera, Caraboidea, Trechidae) de Navarra (España). *Graellsia*, 54: 43–52.
- ZABALLOS, J.P., ANDÚJAR, C. & PÉREZ-GONZÁLEZ, S. (*in press*) A small carabid for a great entomologist: *Typhlocharis amara*, a new species dedicated to Dr. Fritz Hieke (Coleoptera, Carabidae, Anillini). *Entomologische Blätter und Coleoptera*, 112: XX–XX.
- ZABALLOS, J.P., ANDÚJAR, C., PÉREZ-GONZÁLEZ, S. & GIACHINO, P.M. (*in litt.*) Anillini. In: Huber, C. & Marggi, W. (Eds.), *Catalogue of Palaearctic Coleoptera (2nd edition)*, Vol. 1. XXX: XXX, pp. XX–XX.
- ZACHARUK, R.Y. (1985) Antennae and sensilla. In: KERKUT, G.A., GILBERT, L.I. (Eds.). *Comparative Insect Physiology, Biochemistry and Pharmacology*, Vol. 6. Ed. Pergamon Press, Oxford, pp. 1–69.
- ZHANG, J., KAPLI, P., PAVLIDIS, P. & STAMATAKIS, A. (2013) A general species delimitation method with applications to phylogenetic placements. *Bioinformatics*, 29: 2869–2876.
- ZIANI, S. & GUDENZI, I. (2006) Studies on palearctic *Onthophagus* associated with burrows of small mammals. I. *O. furciceps*, *O. kindermanni*, *O. vitulus* and closely related species (Coleoptera, Scarabaeidae). *Bolletino della Società Entomologica Italiana*, 138: 207–248.



Apéndices

Apéndice I:

**Localidades y Material
estudiado**

Tabla I. Localidades muestreadas. Recolectores: 1. J. P. Zaballos, 2. S. Pérez-González, 3. S. Ghannem, 4. C. Andújar, 5. J.L. Lencina. Captura de *Typhlocharis*: captura de ejemplares completos (+), captura de restos aislados (*), muestreos nulos (-).

LOCALIDAD (País, Provincia/Distrito, Municipio, Localidad)	Altitud (msnm)	Latitud	Longitud	Fecha	Leg.	<i>Typhlocharis</i>
1 ESPAÑA, Albacete, Hellín, El Cenajo	378	38° 22' 46.3" N	01° 45' 54.4" O	29-3-2015	2,4	+
2 ESPAÑA, Albacete, Tobarra-Pozo Cañada, Ctra. A-30	765	38° 41' 39.5" N	01° 40' 09.6" O	25-3-2013	1	-
3 ESPAÑA, Almería, Carboneras (4,5 km SO)	123	36° 58' 50.3" N	01° 56' 38.1" O	25-3-2013	1	-
4 ESPAÑA, Almería, Venta del Pobre (1,2 km NE)	224	36° 59' 56.6" N	02° 03' 30.8" O	25-3-2013	1	-
5 ESPAÑA, Almería, Vera (NE), Desert Springs	34	37° 16' 01.3" N	01° 50' 06.3" O	25-3-2013	1	-
6 ESPAÑA, Ávila, Chaherrero (1,6 km SE)	963	40° 50' 13.3" N	04° 57' 23.0" O	06-10-2012	1	-
7 ESPAÑA, Ávila, Chaherrero (1,8 km SE)	964	40° 50' 07.8" N	04° 57' 11.8" O	06-10-2012	1	-
8 ESPAÑA, Ávila, Salvadiós, Arroyo Regamón	916	40° 52' 23.0" N	05° 04' 13.0" O	06-10-2012	1	-
9 ESPAÑA, Badajoz, Aceuchal (2,7 km SO), Rfo Guadajira	299	38° 37' 47.0" N	06° 30' 26.5" O	3-12-2013	1,2	+
10 ESPAÑA, Badajoz, Ahillones (4,5 km O), Arroyo Conejo	570	38° 15' 14.8" N	05° 54' 45.2" O	24-4-2012	1,2	-
11 ESPAÑA, Badajoz, Ahillones (afueras)	557	38° 15' 14.6" N	05° 51' 34.8" O	24-4-2012	1,2	-
12 ESPAÑA, Badajoz, Almendral (1,5 km NO), Ribera La Albuera	309	38° 37' 30.7" N	06° 49' 47.9" O	3-12-2013	1,2	+
13 ESPAÑA, Badajoz, Alpedrete de la Sierra, Pontón de la Oliva (2 km N)	872	40° 54' 09.4" N	03° 26' 27.1" O	29-4-2014	1,2	-
14 ESPAÑA, Badajoz, Azuaga (1,5 km S)	523	38° 14' 41.1" N	05° 40' 38.4" O	24-4-2012	1,2	-
15 ESPAÑA, Badajoz, Azuaga (11,7 km N), Afluente del Matachel	542	38° 21' 28.0" N	05° 43' 58.6" O	25-4-2012	1,2	-
16 ESPAÑA, Badajoz, Azuaga (3 km S), Arroyo Jituro	525	38° 13' 22.9" N	05° 40' 46.0" O	22-3-2012, 24-4-2012, 4-12-2013	1,2	+
17 ESPAÑA, Badajoz, Azuaga (3,4 km SE), Arroyo Jituro (bajo)	443	38° 14' 24.9" N	05° 38' 32.2" O	24-4-2012	1,2	-
18 ESPAÑA, Badajoz, Azuaga (6 km O), Arroyo Jituro (cabecera)	574	38° 15' 11.6" N	05° 45' 07.6" O	24-4-2012	1,2	-
19 ESPAÑA, Badajoz, Azuaga-Zalamea de la Serena, EX-111	588	38° 27' 07.1" N	05° 40' 43.6" O	4-12-2013	1,2	-
20 ESPAÑA, Badajoz, Badajoz (3 km NO)	218	38° 54' 46.8" N	06° 59' 34.5" O	25-3-2014	1,2	+
21 ESPAÑA, Badajoz, Calera de León, Embalse de Tentudía	668	38° 05' 20.4" N	06° 18' 37.6" O	21-3-2012	1,2	-
22 ESPAÑA, Badajoz, Campanario, Arroyo Almorchón (Embalse del Zújar)	322	38° 52' 12.2" N	05° 25' 56.9" O	17-12-2013	1,2	*
23 ESPAÑA, Badajoz, Fregenal de la Sierra, Puerto de los Reventones	500	38° 15' 13.0" N	06° 34' 13.3" O	22-3-2012, 24-4-2012, 08-6-2012, 22-11-2012	1,2,3	+
24 ESPAÑA, Badajoz, Garlitos (4,4 km S), Embalse de la Serena	398	38° 50' 23.8" N	05° 02' 51.5" O	17-12-2013	1,2	+
25 ESPAÑA, Badajoz, Guadisa (4,9 km SO), N-502	454	39° 20' 40.2" N	05° 03' 49.3" O	17-12-2013	1,2	-
26 ESPAÑA, Badajoz, Higuera de Vargas (3,15 km S)	358	38° 25' 01.5" N	06° 59' 00.3" O	3-12-2013	1,2	+
27 ESPAÑA, Badajoz, La Cardenchosa (1,8 km O)	461	38° 14' 19.3" N	05° 34' 18.5" O	4-12-2013	1,2	-
28 ESPAÑA, Badajoz, Las Gamitas (1,8 km O), EX-105	280	38° 52' 51.1" N	06° 01' 48.8" O	18-12-2013	1,2	*
29 ESPAÑA, Badajoz, Llerena (15 km O)	599	38° 15' 22.8" N	06° 10' 57.4" O	24-4-2012	1,2	-
30 ESPAÑA, Badajoz, Lobón (2 km SO)	214	38° 50' 27.5" N	06° 38' 43.7" O	25-3-2014	1,2	-
31 ESPAÑA, Badajoz, Mérida (5 km N)	256	38° 56' 31.9" N	06° 17' 31.8" O	12-12-2012, 6-2-2013, 27-2-2013	1,2,3	+
32 ESPAÑA, Badajoz, Nogales (NO), Rfo Entrín	313	38° 36' 20.9" N	06° 43' 14.4" O	3-12-2013	1,2	-
33 ESPAÑA, Badajoz, Oliva de la Frontera (11 km S), Casa La Venta	272	38° 14' 17.7" N	07° 02' 52.0" O	10-6-2012, 3-12-2013	1,2	-
34 ESPAÑA, Badajoz, Oliva de la Frontera (3km N), Arroyo Zaos	347	38° 17' 58.2" N	06° 54' 16.9" O	10-6-2012, 3-12-2013	1,2	+
35 ESPAÑA, Badajoz, Oliva de Mérida (2 km N), Arroyo Borrachuelo	276	38° 48' 41.3" N	06° 07' 13.5" O	18-12-2013	1,2	*
36 ESPAÑA, Badajoz, Palomas (0,5 km N)	325	38° 41' 55.0" N	06° 08' 08.7" O	18-12-2013	1,2	+

Tabla I. Continuación.

LOCALIDAD (País, Provincia/Distrito, Municipio, Localidad)	Altitud (msnm)	Latitud	Longitud	Fecha	Leg.	<i>Typhlocharis</i>
37 ESPAÑA, Badajoz, Puebla de la Reina (14 km E), BA-6201	453	38° 40' 06.7" N	05° 56' 18.5" O	18-12-2013	1,2	-
38 ESPAÑA, Badajoz, Quintana de la Serena (2,5 km O), Río Ortigas	392	38° 43' 43.6" N	05° 41' 57.7" O	18-12-2013	1,2	-
39 ESPAÑA, Badajoz, Risco (3,3 km E)	525	38° 54' 09.4" N	05° 05' 72.0" O	17-12-2013	1,2	-
40 ESPAÑA, Badajoz, Sancti-Spiritus (6 km N), BA-136	421	38° 58' 42.5" N	05° 08' 23.2" O	17-12-2013	1,2	+
41 ESPAÑA, Badajoz, Segura de León (5km SE)	714	38° 05' 23.6" N	06° 29' 12.1" O	21-3-2012	1,2	-
42 ESPAÑA, Badajoz, Segura de León, Cañada Real Soriana	610	38° 08' 09.9" N	06° 32' 50.3" O	24-4-2012	1,2	-
43 ESPAÑA, Badajoz, Talarrubias (4 km NE)	458	39° 03' 31.9" N	05° 11' 48.2" O	17-12-2013	1,2	-
44 ESPAÑA, Badajoz, Táliga (6,1 km NO)	322	38° 34' 46.1" N	06° 59' 17.2" O	3-12-2013	1,2	-
45 ESPAÑA, Badajoz, Táliga (S)	311	38° 31' 10.1" N	07° 01' 02.3" O	3-12-2013	1,2	-
46 ESPAÑA, Badajoz, Trujillanos (1,2 km NE)	265	38° 57' 30.1" N	06° 14' 51.9" O	6-2-2013	1,2	+
47 ESPAÑA, Badajoz, Trujillanos, Parque Nat. Cornalvo (jaral)	333	38° 59' 57.4" N	06° 11' 42.7" O	6-2-2013	1,2	+
48 ESPAÑA, Badajoz, Trujillanos, Parque Nat. Cornalvo (talud)	323	39° 01' 24.7" N	06° 10' 57.1" O	6-2-2013	1,2	+
49 ESPAÑA, Badajoz, Usagre (4 km O)	589	38° 21' 26.0" N	06° 12' 31.0" O	4-12-2013	1,2	-
50 ESPAÑA, Badajoz, Valdecaballeros (4,8 km SO), BAV-7117	401	39° 12' 21.8" N	05° 12' 50.1" O	17-12-2013	1,2	+
51 ESPAÑA, Badajoz, Valdecaballeros (5 km NE), BAV-7117	436	39° 15' 34.9" N	05° 08' 07.2" O	17-12-2013	1,2	-
52 ESPAÑA, Badajoz, Valle de la Serena (4,2 km E), BAV-6231	446	38° 42' 24.0" N	05° 44' 53.9" O	18-12-2013	1,2	-
53 ESPAÑA, Badajoz, Valle de la Serena (5,5 km O), Cortijo de Tamburrero	408	38° 41' 07.0" N	05° 51' 22.2" O	18-12-2013	1,2	+
54 ESPAÑA, Badajoz, Valverde de Leganés (1,9 km SE)	377	38° 39' 33.8" N	06° 57' 46.2" O	3-12-2013	1,2	+
55 ESPAÑA, Badajoz, Villanueva del Fresno, EX-112 (km 55)	248	38° 17' 47.4" N	07° 01' 06.2" O	09-6-2012	1	-
56 ESPAÑA, Badajoz, Zalamea de la Serena (3 km S), Arroyo Ortiga	517	38° 37' 28.8" N	05° 40' 35.4" O	22-3-2012	1,2	-
57 ESPAÑA, Badajoz, Zarza-Capilla (10,8 km O), Arroyo del Ceboloso	476	38° 49' 14.3" N	05° 16' 48.0" O	17-12-2013	1,2	+
58 ESPAÑA, Badajoz, Zarza-Capilla (13,8 km O), Arroyo de la Palanquilla	468	38° 50' 02.5" N	05° 18' 40.4" O	17-12-2013	1,2	-
59 ESPAÑA, Badajoz, Zarza-Capilla (7,1 km O), Arroyo Dos Hermanos	449	38° 49' 06.5" N	05° 14' 10.4" O	17-12-2013	1,2	+
60 ESPAÑA, Burgos, Trashaedo (1,8 km SE), N-627	979	42° 40' 04.7" N	03° 55' 27.4" O	17-4-2014	1	-
61 ESPAÑA, Cáceres, Aliseda (6 km E), Fuente de los Perros	299	39° 26' 05.4" N	06° 38' 13.1" O	18-4-2013	1,2,4,5	-
62 ESPAÑA, Cáceres, Arroyo de la Luz (10,6 km NE)	392	39° 31' 53.2" N	06° 30' 03.3" O	18-4-2013	1,2,4,5	+
63 ESPAÑA, Cáceres, Bohonal de Ibor, Río Ibor	335	39° 46' 05.6" N	05° 31' 05.6" O	07-4-2011	1,2	-
64 ESPAÑA, Cáceres, Cachorrilla (2,3 km S)	272	39° 53' 39.6" N	06° 39' 56.5" O	7-5-2013	1,2	-
65 ESPAÑA, Cáceres, Cerezo de Abajo (0,6 km NO)	1027	41° 13' 22.0" N	03° 35' 43.9" O	29-5-2013	1	-
66 ESPAÑA, Cáceres, Cilleros (6 km S)	321	40° 04' 08.0" N	06° 47' 38.9" O	7-5-2013	1,2	-
67 ESPAÑA, Cáceres, Coria (2,7 km NE)	275	40° 00' 23.3" N	06° 30' 56.2" O	8-5-2013	1,2	-
68 ESPAÑA, Cáceres, Coria (6,15 km NE)	299	40° 01' 10.0" N	06° 28' 39.2" O	8-5-2013	1,2	+
69 ESPAÑA, Cáceres, Grimaldo (2,3 km N)	422	39° 51' 34.9" N	06° 20' 58.5" O	7-5-2013	1,2	+
70 ESPAÑA, Cáceres, Herrera de Alcántara, Regato de las Tomasas (1,1 km N)	243	39° 36' 15.6" N	07° 19' 28.5" O	19-4-2013	1,2,4,5	+
71 ESPAÑA, Cáceres, Holguera (4,7 km SO)	339	39° 51' 44.6" N	06° 22' 34.2" O	7-5-2013	1,2	-
72 ESPAÑA, Cáceres, Huertas de Cansa (1,1 km N)	481	39° 21' 45.6" N	07° 16' 24.7" O	19-4-2013	1,2,4,5	-

Tabla I. Continuación.

LOCALIDAD (País, Provincia/Distrito, Municipio, Localidad)	Altitud (msnm)	Latitud	Longitud	Fecha	Leg. <i>Typhlocharis</i>
73 ESPAÑA, Cáceres, Huertas de Cansa (2,8 km N)	470	39° 22' 20.4" N	07° 15' 41.8" O	19-4-2013	1,2,4,5 -
74 ESPAÑA, Cáceres, Malpartida de Plasencia (2 km S)	393	39° 57' 59.4" N	06° 03' 44.2" O	20-4-2013, 8-5-2013	1,2,4,5 +
75 ESPAÑA, Cáceres, Malpartida de Plasencia (2 km S)	392	39° 57' 56.9" N	06° 03' 55.6" O	8-5-2013	1,2 -
76 ESPAÑA, Cáceres, Membrío (5 km NO)	380	39° 32' 57.6" N	07° 05' 34.5" O	19-4-2013	1,2,4,5 +
77 ESPAÑA, Cáceres, Membrío (7,2 km NE), Río Salor	159	39° 34' 25.4" N	06° 59' 47.8" O	19-4-2013	1,2,4,5 +
78 ESPAÑA, Cáceres, Mesas de Ibor	490	39° 45' 08.0" N	05° 33' 01.5" O	07-4-2011	1,2 -
79 ESPAÑA, Cáceres, Moraleja (10,9 km SO), Sierra de la Garrapata	318	39° 59' 24.9" N	06° 43' 46.9" O	7-5-2013	1,2 *
80 ESPAÑA, Cáceres, Moraleja-Cilleros (5,5 km NO)	284	40° 05' 08.5" N	06° 43' 10.5" O	7-5-2013	1,2 +
81 ESPAÑA, Cáceres, Oliva de Plasencia (2,2 km S)	302	40° 05' 31.5" N	06° 05' 17.1" O	8-5-2013	1,2 -
82 ESPAÑA, Cáceres, Palazuelo (1,5 km NE), Río Ruecas	281	39° 07' 04.8" N	05° 43' 14.7" O	18-12-2013	1,2 -
83 ESPAÑA, Cáceres, Peraleda de la Mata	327	39° 50' 59.7" N	05° 27' 54.9" O	17-10-2012	1 -
84 ESPAÑA, Cáceres, Piedras Albas (2 km SE)	319	39° 46' 08.6" N	06° 54' 49.7" O	20-4-2013	1,2,4,5 -
85 ESPAÑA, Cáceres, Pozuelo de Zarzón (3,5 km S), Arroyo Mirabella	448	40° 07' 21.5" N	06° 26' 21.0" O	8-5-2013	1,2 +
86 ESPAÑA, Cáceres, Rioloobos (2,6 km E)	284	39° 55' 05.2" N	06° 16' 16.8" O	7-5-2013	1,2 -
87 ESPAÑA, Cáceres, Santa Cruz de Paniagua (0,7 km SO)	443	40° 11' 53.1" N	06° 20' 18.6" O	8-5-2013	1,2 +
88 ESPAÑA, Cáceres, Santa Cruz de Paniagua (0,8 km SO)	482	40° 11' 16.5" N	06° 19' 57.3" O	8-5-2013	1,2 -
89 ESPAÑA, Cáceres, Santa Cruz de Paniagua (3,6 km E)	442	40° 11' 14.9" N	06° 17' 55.3" O	8-5-2013	1,2 +
90 ESPAÑA, Cáceres, Santa Cruz de Paniagua (4,2 km SO)	561	40° 09' 48.5" N	06° 22' 07.5" O	8-5-2013	1,2 -
91 ESPAÑA, Cáceres, Santa Cruz de Paniagua (4,2 km SO)	566	40° 09' 50.6" N	06° 22' 07.8" O	8-5-2013	1,2 +
92 ESPAÑA, Cáceres, Serrejón, Embalse de Arrocampo	258	39° 46' 57.9" N	05° 44' 17.0" O	17-3-2011	1,2 +
93 ESPAÑA, Cáceres, Serrejón, Embalse de Arrocampo	255	39° 47' 02.6" N	05° 44' 27.0" O	17-3-2011	1,2 +
94 ESPAÑA, Cáceres, Valcecañas	263	39° 45' 38.5" N	05° 38' 42.3" O	07-4-2011	1,2 +
95 ESPAÑA, Cáceres, Valcecañas	260	39° 45' 53.6" N	05° 38' 39.6" O	07-4-2011	1,2 -
96 ESPAÑA, Cáceres, Valdencín (2,2 km SE)	303	39° 53' 41.9" N	06° 24' 33.9" O	20-4-2013	1,2,4,5 -
97 ESPAÑA, Cáceres, Valdencín (3,3 km SE)	310	39° 53' 12.1" N	06° 23' 52.4" O	20-4-2013	1,2,4,5 +
98 ESPAÑA, Cáceres, Zarza la Mayor (4 km S)	326	39° 50' 46.3" N	06° 50' 27.1" O	20-4-2013	1,2,4,5 +
99 ESPAÑA, Cáceres, Zarza la Mayor (4,5 km NE)	289	39° 21' 45.6" N	07° 16' 24.7" O	7-5-2013	1,2 +
100 ESPAÑA, Cáceres, Zorita, Embalse de Sierra Brava	334	39° 13' 59.6" N	05° 38' 41.3" O	18-12-2013	1,2 -
101 ESPAÑA, Cáceres, Zorita, EX-355, Embalse de Sierra Brava, Arroyo de Santa María	345	39° 12' 45.5" N	05° 40' 50.5" O	18-12-2013	1,2 -
102 ESPAÑA, Cáceres, Zorita, EX-355, Embalse de Sierra Brava, Arroyo Legañojo	392	39° 15' 15.7" N	05° 40' 13.1" O	18-12-2013	1,2 -
103 ESPAÑA, Cádiz, El Bosque (3 km S)	257	36° 44' 20.5" N	05° 30' 52.8" O	15-4-2015	1 -
104 ESPAÑA, Cádiz, Tabaneros (Villamartín)	186	36° 50' 58.5" N	05° 34' 29.6" O	15-4-2015	1 -
105 ESPAÑA, Cádiz, Ubrique (2,7 km SE), Puerto Tirado	513	36° 39' 12.9" N	05° 26' 09.4" O	11-12-2012	1,2,3 +
106 ESPAÑA, Cádiz, Zahara de la Sierra	287	36° 50' 47.5" N	05° 24' 41.7" O	15-4-2015	1 -
107 ESPAÑA, Cádiz, Zahara de la Sierra, Almajar	396	36° 48' 29.4" N	05° 29' 48.5" O	15-4-2015	1 -
108 ESPAÑA, Cádiz, Zahara de la Sierra, Arroyo El Chorreadero	358	36° 49' 00.0" N	05° 30' 00.9" O	15-4-2015	1 -

Tabla I. Continuación.

	LOCALIDAD (País, Provincia/Distrito, Municipio, Localidad)	Altitud (msnm)	Latitud	Longitud	Fecha	Leg.	<i>Typhlocharis</i>
109	ESPAÑA, Cantabria, Villaverde de Pontones (1 km O)	26	43° 25' 01.2" N	03° 42' 38.4" O	16-4-2014	1	-
110	ESPAÑA, Córdoba, Fuente Obejuna (4 km SE), Río Guadiato	542	38° 14' 22.4" N	05° 23' 17.5" O	4-12-2013	1,2	-
111	ESPAÑA, Córdoba, Fuente Obejuna (5,6 km SE)	589	38° 13' 44.5" N	05° 22' 50.9" O	25-4-2012, 4-12-2013	1,2	-
112	ESPAÑA, Córdoba, La Coronada-Fuente Obejuna, N-432	579	38° 15' 48.0" N	05° 27' 27.3" O	4-12-2013	1,2	-
113	ESPAÑA, Córdoba, Pedro Abad (2 km NO), Río Guadalquivir	143	37° 58' 18.7" N	04° 28' 48.1" O	20-11-2012	1,2,3	+
114	ESPAÑA, Córdoba, Pedro Abad (2,5 km NO), Río Guadalquivir	145	37° 58' 23.7" N	04° 29' 05.0" O	20-11-2012	1,2,3	+
115	ESPAÑA, Córdoba, Pedro Abad (3,5 km NO), Río Guadalquivir (dcha.)	149	37° 58' 25.7" N	04° 29' 30.2" O	25-4-2012	1,2	-
116	ESPAÑA, Córdoba, Pedro Abad (3,5 km NO), Río Guadalquivir (izqda.)	155	37° 58' 33.6" N	04° 29' 30.2" O	25-4-2012, 20-11-2012	1,2,3	+
117	ESPAÑA, Córdoba, Villanueva del Rey (12,4 km SE), CO-5041	535	38° 08' 37.5" N	05° 05' 16.5" O	25-4-2012	1,2	-
118	ESPAÑA, Cuenca, Zafra de Zánchara (0,7 km N), CUV-7032	848	39° 53' 51.9" N	02° 33' 26.2" O	17-5-2013	1	-
119	ESPAÑA, Cuenca, Zafra de Zánchara (2,1 km E)	864	39° 53' 07.7" N	02° 32' 02.9" O	17-5-2013	1	-
120	ESPAÑA, Cuenca, Zafra de Zánchara (4 km NE)	891	39° 54' 19.5" N	02° 30' 06.8" O	15-9-2012	1	-
121	ESPAÑA, Cuenca, Zafra de Zánchara (4,2 km NE), CUV-7031	857	39° 54' 58.1" N	02° 31' 17.7" O	17-5-2013	1	-
122	ESPAÑA, Cuenca, Zafra de Zánchara (5,7 km NE), CUV-7031	911	39° 54' 16.7" N	02° 29' 33.7" O	17-5-2013	1	+
123	ESPAÑA, Guadalajara, Alpedrete de la Sierra (1,3 km O)	813	40° 54' 23.1" N	03° 25' 19.4" O	29-4-2014	1,2	-
124	ESPAÑA, Guadalajara, Alpedrete de la Sierra (2,2 km O)	936	40° 54' 49.4" N	03° 25' 57.3" O	29-4-2014	1,2	+
125	ESPAÑA, Guadalajara, Alpedrete de la Sierra, Cañón de Uceda, Pontón de la Oliva	727	40° 53' 31.2" N	03° 26' 26.2" O	4-6-2013	1,2	-
126	ESPAÑA, Guadalajara, Alpedrete de la Sierra, Cañón de Uceda, Pontón de la Oliva	736	40° 53' 28.8" N	03° 26' 20.2" O	4-6-2013	1,2	-
127	ESPAÑA, Guadalajara, Alpedrete de la Sierra, Cañón de Uceda, Pontón de la Oliva	726	40° 53' 27.7" N	03° 26' 21.8" O	4-6-2013	1,2	-
128	ESPAÑA, Guadalajara, Alpedrete de la Sierra, Cañón de Uceda, Pontón de la Oliva	732	40° 53' 44.0" N	03° 26' 37.0" O	4-6-2013	1,2	-
129	ESPAÑA, Guadalajara, Alpedrete de la Sierra, Cañón de Uceda, Pontón de la Oliva	725	40° 53' 42.3" N	03° 26' 41.0" O	4-6-2013	1,2	-
130	ESPAÑA, Guadalajara, Ctra. Tortuero-Alpedrete	941	40° 55' 26.4" N	03° 22' 27.7" O	29-4-2014	1,2	-
131	ESPAÑA, Guadalajara, Ctra. Tortuero-Alpedrete	923	40° 55' 30.2" N	03° 22' 53.1" O	29-4-2014	1,2	-
132	ESPAÑA, Guadalajara, La Cerrada (E), CM-123	718	40° 51' 50.6" N	03° 25' 54.2" O	29-4-2014	1,2	-
133	ESPAÑA, Guadalajara, Tortuero (0,4 km SO)	912	40° 56' 04.9" N	03° 21' 26.4" O	4-6-2013, 29-4-2014	1,2	+
134	ESPAÑA, Guadalajara, Tortuero (2 km SO)	894	40° 55' 08.8" N	03° 21' 29.6" O	4-6-2013	1,2	-
135	ESPAÑA, Guadalajara, Valdecañas de la Sierra (E), GU-1065	796	40° 53' 55.7" N	03° 21' 21.0" O	29-4-2014	1,2	-
136	ESPAÑA, Guadalajara, Valdepeñas de la Sierra (1,5 km SE)	795	40° 53' 58.0" N	03° 22' 24.0" O	29-4-2014	1,2	-
137	ESPAÑA, Guadalajara, Valdepeñas de la Sierra (1,7 km SE)	792	40° 53' 53.3" N	03° 22' 21.8" O	4-6-2013	1,2	-
138	ESPAÑA, Huelva, Aroche, Río Chanza	277	37° 57' 48.6" N	06° 57' 48.6" O	22-3-2012	1,2	-
139	ESPAÑA, Huelva, Cumbres de San Bartolomé, Arroyo La Dehesa	358	38° 04' 18.2" N	06° 46' 51.8" O	21-3-2012	1,2	+
140	ESPAÑA, Huelva, Cumbres de San Bartolomé, Río Sillo	275	38° 03' 41.4" N	06° 49' 31.6" O	21-3-2012	1,2	+
141	ESPAÑA, Huelva, Cumbres Mayores, Vega Las Zorras	600	38° 03' 44.6" N	06° 36' 00.3" O	21-3-2012	1,2	-
142	ESPAÑA, Huelva, La Contienda (5 km N), Ctra HU-8100	361	38° 03' 53.0" N	06° 54' 54.2" O	22-3-2012	1,2	-
143	ESPAÑA, Huelva, La Palma del Condado (7 km NO)	125	37° 25' 58.1" N	06° 37' 13.2" O	10-2-2011	1,2	+
144	ESPAÑA, Huelva, Membrillo Bajo, HU-5104, Ribera del Manzano	311	37° 38' 06.3" N	06° 37' 39.1" O	12-2-2011	1,2	-

Tabla I. Continuación.

LOCALIDAD (País, Provincia/Distrito, Municipio, Localidad)	Altitud (msnm)	Latitud	Longitud	Fecha	Leg.	<i>Typhlocharis</i>
145 ESPAÑA, Huelva, Rosal de la Frontera (S)	179	37° 57' 10.1" N	07° 12' 39.8" O	13-2-2011	1,2	-
146 ESPAÑA, Huelva, San Silvestre de Guzmán	175	37° 23' 42.2" N	07° 21' 00.7" O	21-11-2012	1,2,3	+
147 ESPAÑA, Huelva, Sanlúcar de Guadiana (1,7 km SO)	61	37° 27' 51.6" N	07° 27' 17.3" O	11-2-2011, 21-11-2012	1,2,3	+
148 ESPAÑA, Huelva, Sanlúcar de Guadiana (1,7 km SO)	51	37° 27' 57.4" N	07° 27' 13.5" O	21-11-2012	1,2,3	+
149 ESPAÑA, Huelva, Sanlúcar de Guadiana (4 km SO)	51	37° 26' 53.3" N	07° 26' 27.0" O	21-11-2012	1,2,3	+
150 ESPAÑA, Huelva, Valverde de Burguillos (4,4 km NE), EX101 (km 18)	488	38° 21' 52.4" N	06° 31' 06.9" O	22-11-2012	1,2,3	+
151 ESPAÑA, Huelva, Valverde del Camino	340	37° 37' 10.8" N	06° 43' 24.2" O	12-2-2011	1,2	-
152 ESPAÑA, Huelva, Villablanca (1,8 km S)	51	37° 17' 09.2" N	07° 20' 29.7" O	11-2-2011	1,2	-
153 ESPAÑA, Huelva, Villablanca (3 km N)	103	37° 20' 04.5" N	07° 20' 41.2" O	11-2-2011	1,2	-
154 ESPAÑA, Madrid, Patones (2 km O)	713	40° 51' 09.9" N	03° 27' 38.7" O	4-6-2013	1,2	-
155 ESPAÑA, Madrid, Patones (2 km O)	713	40° 51' 12.0" N	03° 27' 40.7" O	4-6-2013	1,2	-
156 ESPAÑA, Madrid, Patones (3,6 km NE), M-102	702	40° 52' 32.8" N	03° 27' 03.7" O	29-4-2014	1,2	-
157 ESPAÑA, Madrid, Patones (3,6 km NE), M-102	699	40° 52' 31.6" N	03° 27' 02.2" O	29-4-2014	1,2	-
158 ESPAÑA, Madrid, Patones, Camino de la Parra, Río Lozoya	740	40°54' 04.2" N	03° 27' 36.4" O	30-5-2012	1,2	-
159 ESPAÑA, Madrid, Patones, Camino de la Parra, Río Lozoya	740	40°53' 56.7" N	03° 27' 20.4" O	30-5-2012	1,2	-
160 ESPAÑA, Madrid, Patones, Cañón de Uceda, Pontón de la Oliva	731	40°53' 33.7" N	03° 26' 24.4" O	30-5-2012, 4-6-2013	1,2	-
161 ESPAÑA, Madrid, Patones, Cañón de Uceda, Pontón de la Oliva	716	40°53' 16.8" N	03° 26' 36.0" O	30-5-2012	1,2	-
162 ESPAÑA, Madrid, Patones, Cañón de Uceda, Pontón de la Oliva	737	40°53' 03.8" N	03° 26' 33.8" O	30-5-2012	1,2	-
163 ESPAÑA, Madrid, Patones, Pontón de la Oliva, Río Lozoya	703	40°52' 39.4" N	03° 26' 23.0" O	30-5-2012	1,2	-
164 ESPAÑA, Madrid, Redueña (SE), N-320	779	40° 48' 44.5" N	03° 35' 39.0" O	29-4-2014	1,2	-
165 ESPAÑA, Madrid, Torrelaguna (1,5 km SO)	701	40° 48' 50.4" N	03° 32' 44.0" O	4-6-2013	1,2	-
166 ESPAÑA, Málaga, Cortes de la Frontera, Puerto de la Calderona	789	36° 36' 22.9" N	05° 25' 09.9" O	11-12-2012	1,2,3	-
167 ESPAÑA, Palencia, Aguilar de Campoo (3,4 km NE)	920	42° 48' 40.4" N	04° 13' 39.7" O	29-5-2013	1	-
168 ESPAÑA, Palencia, Bascones de Valdivia (SE), N-627	921	42° 45' 07.3" N	04° 10' 16.9" O	17-4-2014	1	-
169 ESPAÑA, Salamanca, Robliza de Cojos	815	40° 51' 42.7" N	05° 57' 21.2" O	04-9-2011	1,2	-
170 ESPAÑA, Segovia, Santo Tomé del Puerto	1128	41° 11' 27.3" N	03° 35' 14.7" O	16-3-2013	1	-
171 ESPAÑA, Sevilla, Carmona (2,1 km NE)	139	37° 29' 07.9" N	05° 37' 35.5" O	20-11-2012	1,2,3	-
172 ESPAÑA, Sevilla, Carmona (2,3 km NE)	156	37° 29' 13.5" N	05° 37' 30.5" O	20-11-2012	1,2,3	+
173 ESPAÑA, Sevilla, Las Pajanosas (6 km N)	312	37° 37' 41.5" N	06° 08' 15.3" O	12-12-2012	1,2,3	-
174 ESPAÑA, Sevilla, Marchena (NE)	113	37° 20' 03.4" N	05° 24' 01.4" O	10-12-2012	1,2,3	-
175 ESPAÑA, Sevilla, Morón de la Frontera (2 km SO)	204	37° 06' 36.6" N	05° 28' 08.3" O	10-12-2012	1,2,3	-
176 ESPAÑA, Sevilla, Morón de la Frontera (7 km SO)	227	37° 04' 44.0" N	05° 30' 50.6" O	10-12-2012	1,2,3	-
177 ESPAÑA, Sevilla, Venta del Rey (9 km SO)	213	37° 29' 27.4" N	05° 09' 47.9" O	10-12-2012	1,2,3	-
178 ESPAÑA, Toledo, Azután, Puente del río Uso	361	39° 45' 52.9" N	05° 05' 31.9" O	17-3-2011	1,2	-
179 ESPAÑA, Toledo, El Gordo (3 km N)	316	38° 53' 36.2" N	05° 20' 43.6" O	27-2-2013	1,2	+
180 ESPAÑA, Toledo, Navalmoralejo (1 km NE)	383	39° 44' 50.4" N	05° 08' 19.1" O	18-4-2013	1,2	-

Tabla I. Continuación.

	LOCALIDAD (País, Provincia/Distrito, Municipio, Localidad)	Altitud (msnm)	Latitud	Longitud	Fecha	Leg.	<i>Typhlocharis</i>
181	ESPAÑA, Toledo, Puerto Rey (6 km NE), CM-4162	677	39° 29' 58.3" N	05° 05' 46.0" O	17-12-2013	1,2	+
182	ESPAÑA, Toledo, Valdeverdeja (3,1 km NO)	419	39° 49' 11.1" N	05° 16' 06.2" O	18-4-2013	1,2	-
183	ESPAÑA, Toledo, Villarrubia de Santiago (E)	696	39° 58' 43.0" N	03° 20' 28.8" O	16-6-2010	1,2	-
184	ESPAÑA, Toledo, Villarrubia de Santiago, Arroyo de Vitoria	568	40° 01' 14.5" N	03° 17' 50.2" O	16-6-2010	1,2	+
185	ESPAÑA, Toledo, Villarrubia de Santiago, Arroyo de Vitoria	652	39° 59' 22.9" N	03° 16' 03.2" O	16-6-2010	1,2	-
186	PORTUGAL, Beja (Alentejo), Barranco (SO)	276	38° 05' 03.5" N	07° 06' 46.6" O	13-2-2011	1,2	+
187	PORTUGAL, Beja (Alentejo), Ervidel (3 km SO)	144	37° 56' 30.9" N	08° 06' 07.9" O	25-3-2014	1,2	-
188	PORTUGAL, Beja (Alentejo), Ferreira do Alentejo (2 km NO)	105	38° 04' 35.0" N	08° 07' 31.4" O	25-3-2014	1,2	-
189	PORTUGAL, Beja (Alentejo), Lajes, IC-1 Río Mira (1 km S)	196	37° 33' 04.8" N	08° 15' 54.3" O	28-3-2014	1,2	+
190	PORTUGAL, Beja (Alentejo), Lajes, Río Mira	157	37° 33' 36.8" N	08° 15' 55.9" O	28-3-2014	1,2	-
191	PORTUGAL, Beja (Alentejo), N2 Aljustrel-Castro Verde	175	37° 46' 42.9" N	08° 05' 55.1" O	25-3-2014	1,2	+
192	PORTUGAL, Beja (Alentejo), Safara (E)	257	37° 04' 48.4" N	07° 09' 06.0" O	13-2-2011	1,2	-
192	PORTUGAL, Beja (Alentejo), Vila Verde de Ficalho (N)	263	37° 57' 27.2" N	07° 18' 10.4" O	13-2-2011	1,2	-
193	PORTUGAL, Évora (Alentejo), Montemor-o-Novo (1,2 km S)	216	38° 38' 14.3" N	08° 13' 10.1" O	25-3-2014	1,2	-
194	PORTUGAL, Évora (Alentejo), Montemor-o-Novo- Santiago do Escoural, N2	296	38° 35' 17.9" N	08° 10' 58.3" O	25-3-2014	1,2	-
195	PORTUGAL, Évora (Alentejo), Montemor-o-Novo, Barragem Dos Minutos	308	38° 40' 24.1" N	08° 05' 42.7" O	28-3-2014	1,2	-
196	PORTUGAL, Évora (Alentejo), Montemor-o-Novo, Finca Vale Nobre, N-253	249	38° 35' 27.7" N	08° 17' 08.7" O	28-3-2014	1,2	-
197	PORTUGAL, Évora (Alentejo), Vimieiro-Estremoz, N4	250	38° 49' 41.9" N	07° 45' 36.7" O	28-3-2014	1,2	-
198	PORTUGAL, Faro (Algarve), Alportel	287	37° 10' 30.8" N	07° 54' 06.6" O	27-3-2014	1,2	-
199	PORTUGAL, Faro (Algarve), Alportel	283	37° 10' 31.1" N	07° 54' 13.5" O	27-3-2014	1,2	+
200	PORTUGAL, Faro (Algarve), Alportel (2,4 km N), N2	334	37° 11' 41.9" N	07° 55' 18.6" O	27-3-2014	1,2	-
201	PORTUGAL, Faro (Algarve), Barranco de Apra, N-270	236	37° 08' 48.1" N	07° 58' 12.3" O	27-3-2014	1,2	-
202	PORTUGAL, Faro (Algarve), Bensafrim (2 km SE)	25	37° 08' 50.5" N	08° 42' 55.9" O	26-3-2014	1,2	-
203	PORTUGAL, Faro (Algarve), Canafechal (S), CM-1068	51	37° 11' 38.6" N	08° 38' 48.5" O	26-3-2014	1,2	+
204	PORTUGAL, Faro (Algarve), Corsino (1,1 km S)	108	37° 13' 31.0" N	08° 43' 32.8" O	26-3-2014	1,2	+
205	PORTUGAL, Faro (Algarve), Estombar (0,9 km NO)	22	37° 09' 09.6" N	08° 29' 28.8" O	27-3-2014	1,2	-
206	PORTUGAL, Faro (Algarve), IC-1 Boiã (1,4 km N)	162	37° 23' 59.4" N	08° 20' 14.8" O	28-3-2014	1,2	-
207	PORTUGAL, Faro (Algarve), IC-1 Perna Seca (N)	138	37° 18' 41.9" N	08° 19' 07.4" O	28-3-2014	1,2	-
208	PORTUGAL, Faro (Algarve), Mexilhoeira Grande, N-125 Urbanización Pontalgar	11	37° 09' 27.9" N	08° 37' 52.9" O	26-3-2014	1,2	-
209	PORTUGAL, Faro (Algarve), Montes de Cima	86	37° 14' 23.8" N	08° 36' 37.4" O	26-3-2014	1,2	-
210	PORTUGAL, Faro (Algarve), Montes de Cima (2 km S)	75	37° 13' 22.1" N	08° 36' 33.3" O	26-3-2014	1,2	+
211	PORTUGAL, Faro (Algarve), Pincho (0,4 km S)	90	37° 12' 14.8" N	08° 44' 14.4" O	26-3-2014	1,2	+
212	PORTUGAL, Faro (Algarve), Pincho (0,6 km SO)	107	37° 12' 11.3" N	08° 44' 45.0" O	26-3-2014	1,2	-
213	PORTUGAL, Faro (Algarve), Pincho (1,1 km O), Finca Murta	105	37° 12' 35.9" N	08° 45' 05.7" O	26-3-2014	1,2	-
214	PORTUGAL, Faro (Algarve), Pincho (1,4 km SE)	69	37° 11' 48.6" N	08° 43' 48.9" O	26-3-2014	1,2	+
215	PORTUGAL, Faro (Algarve), Pincho (2,3 km SO)	78	37° 11' 17.5" N	08° 45' 06.3" O	26-3-2014	1,2	*

Tabla I. Continuación.

	LOCALIDAD (País, Provincia/Distrito, Municipio, Localidad)	Altitud (msnm)	Latitud	Longitud	Fecha	Leg.	<i>Typhlocharis</i>
216	PORTUGAL, Faro (Algarve), Pincho (2,8 km SO)	102	37° 11' 03.9" N	08° 45' 14.8" O	26-3-2014	1,2	-
217	PORTUGAL, Faro (Algarve), Pincho (3 km SO)	100	37° 10' 54.8" N	08° 45' 08.9" O	26-3-2014	1,2	-
218	PORTUGAL, Faro (Algarve), Poço de Boliquíeme-Campina	113	37° 08' 29.0" N	08° 08' 15.8" O	27-3-2014	1,2	*
219	PORTUGAL, Faro (Algarve), Portela (1 km NO), N-124	125	37° 14' 59.5" N	08° 15' 36.1" O	28-3-2014	1,2	-
220	PORTUGAL, Faro (Algarve), Querença (3,3 km NE)	272	37° 13' 07.6" N	07° 57' 29.7" O	27-3-2014	1,2	-
221	PORTUGAL, Faro (Algarve), Romão-Alportel, M-1203	310	37° 09' 43.1" N	07° 55' 54.0" O	27-3-2014	1,2	*
222	PORTUGAL, Faro (Algarve), São Romão (1,8 km O)	256	37° 08' 57.2" N	07° 57' 04.3" O	27-3-2014	1,2	-
223	PORTUGAL, Guarda (Beira Alta), Pinzio (S)	754	40° 35' 33.9" N	07° 04' 10.1" O	04-9-2011	1,2	-
224	PORTUGAL, Setúbal (Alentejo), Santa Susana (0,7 km SO)	51	38° 26' 27.9" N	08° 23' 40.5" O	28-3-2014	1,2	+
225	PORTUGAL, Setúbal (Alentejo), Santa Susana (4,8 km SO), N-253	26	38° 24' 58.9" N	08° 25' 17.3" O	28-3-2014	1,2	-
226	PORTUGAL, Setúbal (Alentejo), Torrao (3 km N), N2	147	38° 19' 38.8" N	08° 12' 50.5" O	25-3-2014	1,2	*
227	TÚNEZ, Bizerta, Metline	127	37° 11' 34.6" N	10° 02' 10.6" E	15-1-2013	1,2,3	-
228	TÚNEZ, Bizerta, Ras Djabel (cardonal)	90	37° 10' 40.6" N	10° 07' 00.4" E	15-1-2013	1,2,3	-
229	TÚNEZ, Bizerta, Ras Djabel (olivar)	81	37° 11' 48.8" N	10° 08' 02.1" E	15-1-2013	1,2,3	-
230	TÚNEZ, Bizerta, Reserva Natural lago Ischkeul	9	37° 07' 10.0" N	09° 40' 26.9" E	16-1-2013	1,2,3	-
231	TÚNEZ, Bizerta, Sidi Nsir	229	36° 54' 12.6" N	09° 26' 59.7" E	17-1-2013	1,2,3	-
232	TÚNEZ, Bizerta, Sidi Salah Bougrabin (Ischkeul N)	11	37° 10' 52.3" N	09° 34' 24.8" E	16-1-2013	1,2,3	-
233	TÚNEZ, Gafsa, Oued Magroun	151	34° 20' 00.9" N	08° 34' 23.6" E	19-1-2013	1,2,3	-
234	TÚNEZ, Kairouan, Fatnassa (N Kairouan)	38	35° 44' 06.5" N	10° 06' 52.3" E	18-1-2013	1,2,3	-
235	TÚNEZ, Kairouan, Guatranya (N Kairouan)	45	35° 45' 20.1" N	09° 59' 22.9" E	18-1-2013	1,2,3	-
236	TÚNEZ, Kef, Le Keuf (E)	556	36° 09' 43.9" N	08° 46' 12.1" E	17-1-2013	1,2,3	-
237	TÚNEZ, Kef, Le Keuf (NE)	702	36° 10' 49.0" N	08° 44' 21.6" E	17-1-2013	1,2,3	-
238	TÚNEZ, Sfax, Agareb,	80	34° 43' 11.5" N	10° 32' 25.1" E	20-1-2013	1,2,3	-
239	TÚNEZ, Sfax, Doukhan	97	34° 59' 28.4" N	10° 45' 02.4" E	20-1-2013	1,2,3	-
240	TÚNEZ, Sfax, Oued RKam	118	34° 41' 58.8" N	10° 00' 41.7" E	20-1-2013	1,2,3	-
241	TÚNEZ, Sidi Bouzid, Rakhmet	394	35° 03' 44.1" N	09° 16' 54.3" E	19-1-2013	1,2,3	-
242	TÚNEZ, Sousse, Sousse (8 km SO)	60	35° 46' 42.1" N	10° 33' 40.1" E	20-1-2013	1,2,3	-
243	TÚNEZ, Sousse, Sousse (Sebkha)	10	35° 47' 44.2" N	10° 38' 52.1" E	20-1-2013	1,2,3	-
244	TÚNEZ, Tozeur, Tamerza, Grand Cascade	240	34° 22' 38.2" N	07° 54' 47.1" E	19-1-2013	1,2,3	-

Tabla II. Listado total de ejemplares estudiados. Abreviaturas: **Sec.**, secuencias (datos moleculares); **Morf.**, datos morfológicos; **HT**, Holotipo; **PT**, Paratipo; **Coll.**, colección donde están depositados los ejemplares: JPZ, MNCN, CA, NHM, CZULE, MT; MHNG, ARS, SPG, DW, RT, MFNB, DEI, MNHNP, OJ. **Recolectores:** AFai- A.Faille, Ag- C.Aguiar, Arr1- P.Arribas, Arr2- J.Arribas, CA- C.Andújar, CHer- C.Hernando, Gh- S.Ghannem, IRT- I.Ruiz-Tapiador, JL- J.Lencina, O- V.Ortuño, PG- S.Pérez-González, R- Reolid, S- A.Serrano, Z- J.P.Zaballos, Var- Varios (colecciones).

Especie	Voucher	Localidad	Sec.	Morf.	nº de ejemplares estudiado	Recolectores	Coll.
<i>T. acutangula</i> Pérez-González, Zaballos & Ghannem, 2013	-	San Silvestre de Guzmán, Huelva, ESPAÑA	-	+	HT (1M), PTs (19 M, 12F)	Z,PG	JPZ, MNCN
“	1046178	San Silvestre de Guzmán, Huelva, ESPAÑA	+	+	1F	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1046036	San Silvestre de Guzmán, Huelva, ESPAÑA	+	+	1M	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1046037	San Silvestre de Guzmán, Huelva, ESPAÑA	+	+	1F	Z,PG	CA, JPZ, NHM
<i>T. aguirrei</i> Zaballos & Banda, 2001	-	Hornachuelos, Córdoba, ESPAÑA; Posadas, Córdoba, ESPAÑA	-	+	HT (1M), PTs (2F)	Var	JPZ
<i>T. algarvensis</i> Coiffait, 1971	-	Almancil, Algarve, PORTUGAL; Santa Bárbara de Nexe, PORTUGAL; Poço de Boliquiéme, PORTUGAL	-	+	HT (1M), PTs (9M), 5M, 6F	Var	JPZ, MNHP
<i>T. armata</i> Coiffait, 1969	-	San Roque, Cádiz, ESPAÑA; Guadiaro, Cádiz, ESPAÑA; Cortijo de Salomón, Cádiz, ESPAÑA; Sebt-Beni-Frassen, MARRUECOS; Meknés-Sidi-Kacem, MARRUECOS; Jandac ez Zerara, MARRUECOS, Ksar-El-Kebir, MARRUECOS.	-	+	HT (1F), PTs (1M, 2F), 78 M, 94 F	Var	JPZ, MNHP
“	1046249	Cortijo de Salomón, San Roque, Cádiz, ESPAÑA	+	+	1M	CA,Arr1,JL	CA, JPZ, NHM
“	CA90	Cortijo de Salomón, San Roque, Cádiz, ESPAÑA	+	-	?	CA,Arr1,JL	CA, JPZ, NHM
“	1046248	Cortijo de Salomón, San Roque, Cádiz, ESPAÑA	+	+	1M	CA,Arr1,JL	CA, JPZ, NHM
“	1046250	Cortijo de Salomón, San Roque, Cádiz, ESPAÑA	+	+	1F	CA,Arr1,JL	CA, JPZ, NHM
<i>T. atienzai</i> Zaballos & Ruiz-Tapiador, 1997	-	Los Navalucillos, Toledo, ESPAÑA	-	+	HT (1M), PTs (5M, 4F)	Z,IRT	JPZ
<i>T. baetica</i> Ehlers, 1883	-	Posadas, Córdoba, ESPAÑA	-	+	PLT(2M, 1F), 2M, 3F	Var	JPZ, NHM
<i>T. baeturica</i> Pérez-González & Zaballos, 2013	-	Sanlúcar de Guadiana, Huelva, ESPAÑA	-	+	HT (1M), PTs (3 M, 6 F)	Z,PG	JPZ
“	1046043	Sanlúcar de Guadiana, Huelva, ESPAÑA	+	+	1M (PT)	Z,PG	CA, JPZ, NHM
<i>T. bazi</i> Ortuño, 2000	-	Pontón de la Oliva, Madrid, ESPAÑA	-	+	PTs (3M, 3F)	O	CZULE, MT
“	1424374	Alpedrete de la Sierra, Guadalajara, ESPAÑA	+	+	1M	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1424375	Alpedrete de la Sierra, Guadalajara, ESPAÑA	+	+	1M	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1424376	Alpedrete de la Sierra, Guadalajara, ESPAÑA	+	+	1M	Z,PG	CA, JPZ, NHM
<i>T. belenae</i> Zaballos, 1983	-	Zarza de Granadilla, Cáceres, ESPAÑA	-	+	HT (1M), PTs (3M, 3F)	Z	JPZ
<i>T. besucheti</i> Vigna Taglianti, 1972	-	Puerto de la Ragua, Granada, ESPAÑA	-	+	PT (1F), 8M, 8F	Var	JPZ, MHNG
<i>T. bivari</i> Serrano & Aguiar, 2006	-	Carvalhal, PORTUGAL	-	+	PT (1M, 1F)	Ag,S	ARS
<i>T. bullaquensis</i> Zaballos & Ruiz-Tapiador, 1997	-	Retuerta del Bullaque, Ciudad Real, ESPAÑA	-	+	HT (1M), PTs (5M, 4F)	Z,IRT	JPZ
<i>T. carinata</i> Serrano & Aguiar, 2006	-	Altura da Choca, Algarve, PORTUGAL	-	+	4M, 4F	Ag,S	JPZ
<i>T. carmenae</i> Zaballos & Ruiz-Tapiador, 1995	-	Los Navalucillos, Toledo, ESPAÑA	-	+	HT (1M), PTs (4M, 4 F)	Z,IRT	JPZ
<i>T. carpetana</i> Zaballos, 1989	-	Navahondilla, Ávila, ESPAÑA; Villanueva de la Vera, Cáceres, ESPAÑA; Bohonal de Ibor, Cáceres, ESPAÑA; La Higuera, Ávila, ESPAÑA	-	+	HT (1M), PTs (3M, 3 F), 1M, 1F	Z	JPZ
<i>T. crespoi</i> Serrano & Aguiar, 2008	-	Pincho, Algarve, PORTUGAL	-	+	PT (1M, 1F)	Ag,S	ARS
<i>T. deferreri</i> Zaballos & Pérez-González, 2011	-	Chiclana, Cádiz, ESPAÑA	-	+	HT (1M), PTs (35 M, 34 F)	Var	SPG, JPZ, DW, RT, MNCN
<i>T. diecki</i> Ehlers, 1883	-	Cunchillos, Zaragoza, ESPAÑA	-	+	4M, 1F	Var	JPZ
“	CA41	Artajona, Navarra, ESPAÑA	+	+	1M	CA,Arr1	CA, JPZ, NHM
“	CA47	Sesma, Navarra, ESPAÑA	+	+	1M	CA	CA, JPZ, NHM
“	1046242	Santa Cruz del Moncayo, Zaragoza, ESPAÑA	+	+	1F	CA,Arr1	CA, JPZ, NHM
“	CA43	Santa Cruz del Moncayo, Zaragoza, ESPAÑA	+	+	1F	CA,Arr1	CA, JPZ, NHM
“	1046241	Santa Cruz del Moncayo, Zaragoza, ESPAÑA	+	+	1M	CA,Arr1	CA, JPZ, NHM
“	CA44	Santa Cruz del Moncayo, Zaragoza, ESPAÑA	+	+	1F	CA,Arr1	CA, JPZ, NHM
“	1424463	Camino de la Cadeneta, Poblet, Tarragona, ESPAÑA	+	+	1F	CA,Arr1,Arr2	CA, JPZ, NHM
“	1424470	Barranc de D'Almunt Vila, Poblet, Tarragona, ESPAÑA	+	+	1M	CA,Arr1,Arr2	CA, JPZ, NHM

Tabla II. Continuación.

Especie	Voucher	Localidad	Sec.	Morf.	nº de ejemplares estudiado	Recolectores	Coll.
“	1424471	Barranc de D'Almunt Vila, Poblet, Tarragona, ESPAÑA	+	+	1F	CA,Arr1,Arr2	CA, JPZ, NHM
“	1424472	Barranc de D'Almunt Vila, Poblet, Tarragona, ESPAÑA	+	+	1F	CA,Arr1,Arr2	CA, JPZ, NHM
“	1424462	Camino de la Cadeneta, Poblet, Tarragona, ESPAÑA	+	+	1M	CA,Arr1,Arr2	CA, JPZ, NHM
“	1424480	Sierra de Guara, Río Calcón, Abizanda, Huesca, ESPAÑA	+	+	1F	CA,Arr1,Arr2	CA, JPZ, NHM
“	1424464	Camino de la Cadeneta, Poblet, Tarragona, ESPAÑA	+	+	1M	CA,Arr1,Arr2	CA, JPZ, NHM
“	1424468	TV-7041 km18, Poblet, Tarragona, ESPAÑA	+	+	1F	CA,Arr1,Arr2	CA, JPZ, NHM
“	1424466	TV-7041 km18, Poblet, Tarragona, ESPAÑA	+	+	1F	CA,Arr1,Arr2	CA, JPZ, NHM
“	1424467	TV-7041 km18, Poblet, Tarragona, ESPAÑA	+	+	1M	CA,Arr1,Arr2	CA, JPZ, NHM
“	1424481	Sierra de Guara, Río Calcón, Abizanda, Huesca, ESPAÑA	-	+	1M	CA,Arr1,Arr2	CA, JPZ, NHM
“	CA42	Artajona, Navarra, ESPAÑA	-	+	1F	CA,Arr1	CA, JPZ, NHM
<i>T. elenae</i> Serrano & Aguiar, 2002	-	Granja, Alcarache, PORTUGAL	-	+	PTs (3M, 4F)	Ag,S	JPZ
<i>T. estrellae</i> Zaballos & Ruiz-Tapiador, 1997	-	Fuencaliente, Ciudad Real, ESPAÑA	-	+	HT (1M), PTs (3M, 9 F)	Z,IRT	JPZ
<i>T. fancelloi</i> Magrini, 2000	-	N-332, Sierra Almagrera, Almería, ESPAÑA	-	+	PT (1M, 1F)	Var	JPZ
<i>T. farinosae</i> Zaballos & Ruiz-Tapiador, 1997	-	Los Navalucillos, Toledo, ESPAÑA	-	+	HT (1M), PTs (4M, 4F)	Z,IRT	JPZ
<i>T. fozcoaensis</i> Serrano & Aguiar, 2002	-	Vila Nova de Foz Coa, PORTUGAL	-	+	PT (1F)	Ag,S	ARS
<i>T. furnayulensis</i> Zaballos & Banda, 2001	-	Hornachuelos, Córdoba, ESPAÑA; Posadas, Córdoba, ESPAÑA	-	+	HT (1M), PTs (6M, 4F)	Var	JPZ
<i>T. gomesalvesi</i> Serrano & Aguiar, 2002	-	Granja, Alcarache, PORTUGAL	-	+	PTs (2M, 2F)	Ag,S	JPZ
<i>T. gomezi</i> Zaballos, 1992	-	Fuente de los Perros, Cáceres, ESPAÑA	-	+	HT (1M), PTs (1M, 2 F)	Var	JPZ
<i>T. gonzaloi</i> Ortuño, 2005	-	Pego, Alicante, ESPAÑA	-	+	PT (1F)	O	MHNG
<i>T. hiekei</i> Zaballos & Farinós, 1995	-	Regato de las Tomasas, Herrera de Alcántara, Cáceres, ESPAÑA	-	+	HT (1M), PTs (9M, 9F)	Z	JPZ
“	1046077	Regato de las Tomasas, Herrera de Alcántara, Cáceres, ESPAÑA	+	+	1M	Z,PG,CA,JL	CA, JPZ, NHM
“	1046078	Regato de las Tomasas, Herrera de Alcántara, Cáceres, ESPAÑA	+	+	1F	Z,PG,CA,JL	CA, JPZ, NHM
“	1046079	Regato de las Tomasas, Herrera de Alcántara, Cáceres, ESPAÑA	+	+	1F	Z,PG,CA,JL	CA, JPZ, NHM
<i>T. intermedia</i> Zaballos, 1986	-	Navas de Estena, Ciudad Real, ESPAÑA	-	+	HT (1M), PTs (2M, 1 F)	Z	JPZ
<i>T. jeannei</i> Zaballos, 1989	-	La Higuera, Ávila, ESPAÑA; Arenas de San Pedro, Ávila, ESPAÑA; Ramacastañas, Ávila, ESPAÑA	-	+	HT (1M), PTs (2M, 4 F), 2M	Z	JPZ
<i>T. josabelae</i> Ortuño & Gilgado, 2011	-	Fuente de Alcántara, Sella, Alicante, ESPAÑA	-	+	1M, 2F	O	CA
“	CA4	Fuente de Alcántara, Sella, Alicante, ESPAÑA	+	+	1F	CA	CA, JPZ, NHM
“	CA3	Fuente de Alcántara, Sella, Alicante, ESPAÑA	+	+	1M	CA	CA, JPZ, NHM
“	CA81	Jalón-Bernia, Alicante, ESPAÑA	+	+	1F	CA,AFai	CA, JPZ, NHM
<i>T. laurentii</i> Magrini, 2000	-	N-332, Sierra Almagrera, Almería, ESPAÑA	-	+	PT (2M, 1F)	Var	MNHG, JPZ
<i>T. lunai</i> Serrano & Aguiar, 2006	-	Alcoutim, PORTUGAL	-	+	PTs (1M, 2F)	Ag,S	ARS, JPZ
“	1046040	Sanlúcar de Guadiana, Huelva, ESPAÑA	+	+	1M	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1046041	Sanlúcar de Guadiana, Huelva, ESPAÑA	+	+	1F	Z,PG	CA, JPZ, NHM
<i>T. martini</i> Andújar, Lencina & Serrano, 2008	-	Fuente de la Parra, Albacete, ESPAÑA	-	+	PTs (1M, 1F)	Var	JPZ
“	1046222	Alcadima, Liétor, Albacete, ESPAÑA	+	+	1M	CA,Arr1,Arr2,R	CA, JPZ, NHM
“	CA21	Fuente de la Parra, Ayna, Albacete, ESPAÑA	+	+	1F	CA,JL	CA, JPZ, NHM
“	CA23	Fuente de la Parra, Ayna, Albacete, ESPAÑA	+	+	1M	CA,JL	CA, JPZ, NHM
“	IBE1189	Fuente de la Parra, Ayna, Albacete, ESPAÑA	+	+	1F	CA,JL	CA, JPZ, NHM
“	CA30	Fuente del Prado, Liétor, Albacete, ESPAÑA	+	-	?	CA,Arr1,JL	CA, JPZ, NHM
“	CA18	Fuente del Prado, Liétor, Albacete, ESPAÑA	+	-	?	CA,Arr1,JL	CA, JPZ, NHM
“	CA29	Fuente del Prado, Liétor, Albacete, ESPAÑA	+	-	?	CA,Arr1,JL	CA, JPZ, NHM
“	IBE982	Híjar-Puente, Liétor, Albacete, ESPAÑA	-	+	1M	CA,AFai	CA, JPZ, NHM

Tabla II. Continuación.

Especie	Voucher	Localidad	Sec.	Morf.	nº de ejemplares estudiado	Recolectores	Coll.
“	IBE982	Híjar-Puente, Liétor, Albacete, ESPAÑA	-	+	1M	CA,AFai	CA, JPZ, NHM
<i>T. matiasi</i> Zaballos & Banda, 2001	-	Córdoba, ESPAÑA	-	+	HT (1M), PTs (2M, 6F)	Var	JPZ
<i>T. millenaria</i> Zaballos & Banda, 2001	-	Hornachuelos, Córdoba, ESPAÑA	-	+	HT (1M), PTs (1M, 2F)	Var	JPZ
<i>T. mixta</i> Pérez-González, Zaballos & Ghannem, 2013	-	Puerto de los Reventones, Fregenal de la Sierra, Badajoz, ESPAÑA; Valverde de Burguillos, Badajoz, ESPAÑA	-	+	HT (1M), PTs (670 M, 627 F)	Z,PG,Gh	JPZ, MNCN
“	1046045	Puerto de los Reventones, Fregenal de la Sierra, Badajoz, ESPAÑA	+	+	1M	Z,PG,Gh	CA, JPZ, NHM
“	1046046	Puerto de los Reventones, Fregenal de la Sierra, Badajoz, ESPAÑA	+	+	1M	Z,PG,Gh	CA, JPZ, NHM
“	1046182	Puerto de los Reventones, Fregenal de la Sierra, Badajoz, ESPAÑA	+	+	1F	Z,PG,Gh	CA, JPZ, NHM
“	1046183	Puerto de los Reventones, Fregenal de la Sierra, Badajoz, ESPAÑA	+	+	1F	Z,PG,Gh	CA, JPZ, NHM
“	1046044	Puerto de los Reventones, Fregenal de la Sierra, Badajoz, ESPAÑA	+	+	1F	Z,PG,Gh	CA, JPZ, NHM
“	1046180	Puerto de los Reventones, Fregenal de la Sierra, Badajoz, ESPAÑA	+	+	1M	Z,PG,Gh	CA, JPZ, NHM
“	1046179	Puerto de los Reventones, Fregenal de la Sierra, Badajoz, ESPAÑA	+	+	1M	Z,PG,Gh	CA, JPZ, NHM
“	1046181	Puerto de los Reventones, Fregenal de la Sierra, Badajoz, ESPAÑA	+	+	1F	Z,PG,Gh	CA, JPZ, NHM
<i>T. monastica</i> Zaballos & Wrase, 1998	-	Santurario de S.Miguel de Aralar, Navarra, ESPAÑA	-	+	HT (1M), PTs (2M, 2F)	Z	JPZ
“	IBE879	Urquiola NP, Mañana-Mugarra, Bizkaia, ESPAÑA	+	-	?	CHer	CA, JPZ, NHM
“	IBE882	Urquiola NP, Mañana-Mugarra, Bizkaia, ESPAÑA	+	+	1M	CHer	CA, JPZ, NHM
“	IBE881	Urquiola NP, Mañana-Mugarra, Bizkaia, ESPAÑA	-	+	1F	CHer	CA, JPZ, NHM
<i>T. navarica</i> Zaballos & Wrase, 1998	-	Nagore, Navarra, ESPAÑA	-	+	HT (1M), PTs (2M, 2F)	Z	JPZ
<i>T. outerelei</i> Novoa, 1979	-	Guadalix de la Sierra, Madrid, ESPAÑA	-	+	PT (1M) 4M, 4F	Var	JPZ
“	1424395	Tortuero, Guadalajara, ESPAÑA	+	+	1M	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1424412	Tortuero, Guadalajara, ESPAÑA	+	+	1M	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1424394	Tortuero, Guadalajara, ESPAÑA	+	+	1F	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1424396	Tortuero, Guadalajara, ESPAÑA	+	+	1F	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1424397	Tortuero, Guadalajara, ESPAÑA	-	+	1M	Z,PG	CA, JPZ, NHM
<i>T. pacensis</i> Zaballos & Jeanne, 1987	-	Arroyo Jituelo, Azuaga, Badajoz, ESPAÑA	-	+	HT (1M), PTs (5M, 2F)	Z	JPZ
“	1046148	Arroyo Jituelo, Azuaga, Badajoz, ESPAÑA	+	+	1M	Z,PG	CA, JPZ, NHM
<i>T. passosi</i> Serrano & Aguiar, 2002	-	Alvados, PORTUGAL	-	+	PTs (2M, 2F)	Ag,S	JPZ
<i>T. paulinoi</i> Serrano & Aguiar, 2006	-	Fernão Vaz, Baixo Alentejo, PORTUGAL	-	+	3M, 3F	Ag,S	JPZ
“	1424409	Rio Mira, IC1, Alentejo, PORTUGAL	+	+	1M	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1424408	Rio Mira, IC1, Alentejo, PORTUGAL	+	+	1F	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1424410	Rio Mira, IC1, Alentejo, PORTUGAL	+	+	1M	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1424411	Rio Mira, IC1, Alentejo, PORTUGAL	+	+	1F	Z,PG	CA, JPZ, NHM
<i>T. peregrina</i> Zaballos & Wrase, 1998	-	Nagore, Navarra, ESPAÑA	-	+	HT (1M), PTs (1 M, 1 F)	Z	JPZ
“	CA46	Nagore, Navarra, ESPAÑA	+	+	1F	CA,Arr1,JL	CA, JPZ, NHM
“	CA40	Artajona, Navarra, ESPAÑA	+	+	1F	CA,Arr1	CA, JPZ, NHM
“	CA45	Nagore, Navarra, ESPAÑA	+	+	1M	CA,Arr1,JL	CA, JPZ, NHM
“	CA39	Artajona, Navarra, ESPAÑA	-	+	1M	CA,Arr1	CA, JPZ, NHM
<i>T. portilloi</i> Zaballos, 1991	-	Valdeñigos, Cáceres, ESPAÑA; Romangordo, Cáceres, ESPAÑA; Bohonal de Ibor, Cáceres, ESPAÑA; Peralada de la Mata, Cáceres, ESPAÑA	-	+	HT (1M), PTs (10 M, 10 F)	Z	JPZ
“	1046070	El Gordo, Toledo, ESPAÑA	+	+	1F	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1046202	El Gordo, Toledo, ESPAÑA	+	+	1F	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1046069	El Gordo, Toledo, ESPAÑA	+	+	1F	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1046071	El Gordo, Toledo, ESPAÑA	+	+	1M	Z,PG	CA, JPZ, NHM

Tabla II. Continuación.

Especie	Voucher	Localidad	Sec.	Morf.	nº de ejemplares estudiado	Recolectores	Coll.
“	1046201	El Gordo, Toledo, ESPAÑA	+	+	1M	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1046203	El Gordo, Toledo, ESPAÑA	+	+	1F	Z,PG	CA, JPZ, NHM
<i>T. prima</i> Pérez-González & Zaballos, 2013	-	La Palma del Condado, Huelva, ESPAÑA	-	+	HT (1M), PTs (169 M, 176 F)	Z,PG	JPZ, MNCN
<i>T. quadridentata</i> (Coiffait, 1969)	-	Estoí, Algarve, PORTUGAL; Alportel, Algarve, PORTUGAL; Sta. Barbara de Nexe, Algarve, PORTUGAL; Boliquéme, Algarve, PORTUGAL; Moncarapacho, Algarve, PORTUGAL	-	+	HT (1M), PTs (1M), 6M, 5F	Var	JPZ, MNHP
<i>T. quarta</i> Pérez-González & Zaballos, 2013	-	Barrancos, Baixo Alentejo, PORTUGAL	-	+	HT (1M), PTs (8M, 4F)	Z,PG	JPZ, MNCN
<i>T. rochapitei</i> Serrano & Aguiar, 2008	-	Alcabideche, Murches, PORTUGAL	-	+	PT (1F)	Ag,S	ARS
<i>T. santschii</i> Normand, 1915	-	Sousse, TÚNEZ; Kairouan, TÚNEZ	-	+	CT (1F), 5M 9F	Var	JPZ, MNHP,
<i>T. sarria</i> Serrano & Aguiar, 2001	-	Azóla, PORTUGAL	-	+	2M	Ag,S	ARS
<i>T. scrofa</i> Pérez-González & Zaballos, 2013	-	Arroyo La Dehesa, Cumbres de San Bartolomé, Huelva, ESPAÑA	-	+	HT (1M), PTs (58M, 42F)	Z,PG	JPZ, MNCN
“	1046033	Rio Sillo, Cumbres de San Bartolomé, Huelva, ESPAÑA	+	+	1F (PT)	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1046306	Arroyo La Dehesa, Cumbres de San Bartolomé, Huelva, ESPAÑA	+	+	1M (PT)	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1046030	Arroyo La Dehesa, Cumbres de San Bartolomé, Huelva, ESPAÑA	+	+	1M (PT)	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1046176	Arroyo La Dehesa, Cumbres de San Bartolomé, Huelva, ESPAÑA	+	+	1M(PT)	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1046032	Arroyo La Dehesa, Cumbres de San Bartolomé, Huelva, ESPAÑA	+	+	1F(PT)	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1046307	Arroyo La Dehesa, Cumbres de San Bartolomé, Huelva, ESPAÑA	+	+	1F(PT)	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1046031	Arroyo La Dehesa, Cumbres de San Bartolomé, Huelva, ESPAÑA	+	+	1M (PT)	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1046177	Arroyo La Dehesa, Cumbres de San Bartolomé, Huelva, ESPAÑA	+	+	1F (PT)	Z,PG	CA, JPZ, NHM
<i>T. secunda</i> Pérez-González & Zaballos, 2013	-	La Palma del Condado, Huelva, ESPAÑA	-	+	HT (1M), PTs (15 M, 17 F)	Z,PG	JPZ, MNCN
<i>T. silvanoides</i> Dieck, 1869	-	Puerto de Jota, Alcalá de los Gazules, Cádiz, ESPAÑA; Santuario de Nuestra Señora de la Luz, Tarifa, Cádiz, ESPAÑA; Tanger, MARRUECOS	-	+	ST (1M, 7F), 93M, 85F	Var	JPZ, DEI, MNCN, MNHNP, MFNB, OJ, DW, RT, ARS
“	1046246	Santuario de Nuestra Señora de la Luz, Tarifa, Cádiz, ESPAÑA	+	+	1F	CA,Arr1,JL	CA, JPZ, NHM
“	1046247	Santuario de Nuestra Señora de la Luz, Tarifa, Cádiz, ESPAÑA	+	+	1M	CA,Arr1,JL	CA, JPZ, NHM
“	1046245	Santuario de Nuestra Señora de la Luz, Tarifa, Cádiz, ESPAÑA	+	+	1M	CA,Arr1,JL	CA, JPZ, NHM
“	CA32	Santuario de Nuestra Señora de la Luz, Tarifa, Cádiz, ESPAÑA	+	-	?	CA,Arr1,JL	CA, JPZ, NHM
<i>T. singularis</i> Serrano & Aguiar, 2000	-	Monte Trigo, Riba Loureiro, PORTUGAL	-	+	PTs (2M, 1F)	Ag,S	JPZ
<i>T. tertia</i> Pérez-González & Zaballos, 2013	-	La Palma del Condado, Huelva, ESPAÑA	-	+	HT (1M), PTs (5 M, 10 F)	Z,PG	JPZ, MNCN
<i>T. tetramera</i> Pérez-González & Zaballos, 2013	-	A-5 km 334, Mérida, Badajoz, ESPAÑA	-	+	HT (1M), PTs (10 M, 20 F)	Z,PG	JPZ
“	1046067	A-5 km 334, Mérida, Badajoz, ESPAÑA	+	+	1F (PT)	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1046200	A-5 km 334, Mérida, Badajoz, ESPAÑA	+	+	1M (PT)	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1046065	A-5 km 334, Mérida, Badajoz, ESPAÑA	+	+	1M (PT)	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1046198	A-5 km 334, Mérida, Badajoz, ESPAÑA	+	+	1M (PT)	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1046066	A-5 km 334, Mérida, Badajoz, ESPAÑA	+	+	1F (PT)	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1046197	A-5 km 334, Mérida, Badajoz, ESPAÑA	+	+	1M (PT)	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1046199	A-5 km 334, Mérida, Badajoz, ESPAÑA	+	+	1F (PT)	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1046068	A-5 km 334, Mérida, Badajoz, ESPAÑA	-	+	1F (PT)	Z,PG	CA, JPZ, NHM
<i>T. toletana</i> Lencina & Andújar, 2010	-	Arroyo de Vitoria, Villarrubia de Santiago, Toledo, ESPAÑA	-	+	PTs (2M, 2F), 2M 2F	Var	JPZ
“	CA27	Arroyo de Vitoria, Villarrubia de Santiago, Toledo, ESPAÑA	+	-	?	CA,Arr1,JL	CA, JPZ, NHM
“	1046279	Arroyo de Vitoria, Villarrubia de Santiago, Toledo, ESPAÑA	+	+	1M	CA,Arr1,JL	CA, JPZ, NHM
“	1046281	Arroyo de Vitoria, Villarrubia de Santiago, Toledo, ESPAÑA	+	+	1F	CA,Arr1,JL	CA, JPZ, NHM
“	CA28	Arroyo de Vitoria, Villarrubia de Santiago, Toledo, ESPAÑA	+	-	?	CA,Arr1,JL	CA, JPZ, NHM

Tabla II. Continuación.

Especie	Voucher	Localidad	Sec.	Morf.	nº de ejemplares estudiado	Recolectores	Coll.
“	1046280	Arroyo de Vitoria, Villarrubia de Santiago, Toledo, ESPAÑA	+	+	1M	CA,Arr1,JL	CA, JPZ, NHM
“	CA26	Arroyo de Vitoria, Villarrubia de Santiago, Toledo, ESPAÑA	+	-	?	CA,Arr1,JL	CA, JPZ, NHM
“	1046282	Arroyo de Vitoria, Villarrubia de Santiago, Toledo, ESPAÑA	-	+	1M	CA,JL	CA, JPZ, NHM
“	1046283	Arroyo de Vitoria, Villarrubia de Santiago, Toledo, ESPAÑA	-	+	1F	CA,JL	CA, JPZ, NHM
“	1046284	Arroyo de Vitoria, Villarrubia de Santiago, Toledo, ESPAÑA	-	+	1F	CA,JL	CA, JPZ, NHM
<i>T. toribioi</i> Ortuño, 1988	-	Reguero de Navalsauce, Navas de Estena, Ciudad Real, ESPAÑA	-	+	PTs (1M, 1F)	O	JPZ
<i>T. wrasei</i> Zaballos & Farinós, 1995	-	Membrío, Cáceres, ESPAÑA	-	+	HT (1M), PTs (2 M, 3 F)	Var	JPZ
“	1046082	Membrío, Cáceres, ESPAÑA	+	+	1F	Z,PG,CA,JL	CA, JPZ, NHM
“	1046083	Membrío, Cáceres, ESPAÑA	+	+	1F	Z,PG,CA,JL	CA, JPZ, NHM
“	1046204	Membrío, Cáceres, ESPAÑA	+	+	1F	Z,PG,CA,JL	CA, JPZ, NHM
“	1046205	Membrío, Cáceres, ESPAÑA	+	+	1F	Z,PG,CA,JL	CA, JPZ, NHM
“	1046081	Membrío, Cáceres, ESPAÑA	-	+	1M	Z,PG,CA,JL	CA, JPZ, NHM
<i>T. zaballosi</i> Serrano & Aguiar, 2014	-	Cabril, PORTUGAL	-	+	PTs (2M, 2F)	Ag,S	JPZ
<i>T. zaballosi</i> Serrano & Aguiar, 2014	-	Peso da Régua, PORTUGAL	-	+	PTs (2M, 2F)	Ag,S	JPZ
<i>T. aff. wrasei</i>	1046114	Regato de las Tomasas, Herrera de Alcántara, Cáceres, ESPAÑA	+	+	1F	Z,PG,CA,JL	CA, JPZ, NHM
“	1046076	Regato de las Tomasas, Herrera de Alcántara, Cáceres, ESPAÑA	+	+	1M	Z,PG,CA,JL	CA, JPZ, NHM
<i>T. cf. crespoid</i>	1424378	Pincho, 1.4 km SE, Algarve, PORTUGAL	+	+	1M	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1424377	Pincho, 1.4 km SE, Algarve, PORTUGAL	+	+	1F	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1424380	Pincho, 1.4 km SE, Algarve, PORTUGAL	+	+	1F	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1424388	Canafechal, Algarve, PORTUGAL	+	+	1M	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1424379	Pincho, 1.4 km SE, Algarve, PORTUGAL	+	+	1M	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1424383	Pincho, 0.4 km S, Algarve, PORTUGAL	-	+	1F	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1424389	Canafechal, Algarve, PORTUGAL	-	+	1F	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1424390	Canafechal, Algarve, PORTUGAL	-	+	1F	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1424391	Canafechal, Algarve, PORTUGAL	-	+	1M	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1424392	Corsino, Algarve, PORTUGAL	-	+	1M	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1424393	Corsino, Algarve, PORTUGAL	-	+	1M	Z,PG	CA, JPZ, NHM
<i>T. cf. deferreri</i>	1041970	La Dehesilla, Benaocaz, Cádiz, ESPAÑA	+	+	1M	CA,Arr1,Arr2	CA, JPZ, NHM
“	1041174	La Dehesilla, Benaocaz, Cádiz, ESPAÑA	+	+	1F	CA,Arr1,Arr2	CA, JPZ, NHM
“	1424413	Las Cuevas, Benamahoma, Sierra de Grazalema, ESPAÑA	+	+	1F	CA,Arr1	CA, JPZ, NHM
“	1424414	Las Cuevas, Benamahoma, Sierra de Grazalema, ESPAÑA	+	+	1M	CA,Arr1	CA, JPZ, NHM
<i>T. cf. elenae</i>	1046170	Arroyo Ceboloso, Zarza-Capilla, Badajoz, ESPAÑA	+	+	1F	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1046064	A-5 km 334, Mérida, Badajoz, ESPAÑA	+	+	1M	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1046312	A-5 km 334, Mérida, Badajoz, ESPAÑA	+	+	1F	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1046058	A-5 km 334, Mérida, Badajoz, ESPAÑA	+	+	1M	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1046192	A-5 km 334, Mérida, Badajoz, ESPAÑA	+	+	1F	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1046062	Parque Nat. de Cornalvo, Trujillanos, Badajoz, ESPAÑA	+	+	1M	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1046061	Parque Nat. de Cornalvo, Trujillanos, Badajoz, ESPAÑA	+	+	1M	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1046195	Parque Nat. de Cornalvo, Trujillanos, Badajoz, ESPAÑA	+	+	1M	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1046196	Parque Nat. de Cornalvo, Trujillanos, Badajoz, ESPAÑA	+	+	1F	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1046056	A-5 km 334, Mérida, Badajoz, ESPAÑA	+	+	1F	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1046063	A-5 km 334, Mérida, Badajoz, ESPAÑA	+	+	1F	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1046057	A-5 km 334, Mérida, Badajoz, ESPAÑA	+	+	1M	Z,PG	CA, JPZ, NHM

Tabla II. Continuación.

Especie	Voucher	Localidad	Sec.	Morf.	nº de ejemplares estudiado	Recolectores	Coll.
“	1046191	A-5 km 334, Mérida, Badajoz, ESPAÑA	+	+	1M	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1046060	Trujillanos, 1,2 km NE, Badajoz, ESPAÑA	+	+	1M	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1046059	Trujillanos, 1,2 km NE, Badajoz, ESPAÑA	+	+	1F	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1046194	Trujillanos, 1,2 km NE, Badajoz, ESPAÑA	+	+	1F	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1046193	Trujillanos, 1,2 km NE, Badajoz, ESPAÑA	+	+	1M	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1046313	Trujillanos, 1,2 km NE, Badajoz, ESPAÑA	+	+	1F	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1046039	Sanlúcar de Guadiana, Huelva, ESPAÑA	+	+	1F	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1046038	Sanlúcar de Guadiana, Huelva, ESPAÑA	+	+	1F	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1046175	Palomas, Badajoz, ESPAÑA	+	+	1M	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1046173	Cortijo de Tamburrero, Valle de la Serena, Badajoz, ESPAÑA	+	+	1F	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1046174	Cortijo de Tamburrero, Valle de la Serena, Badajoz, ESPAÑA	+	+	1F	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1424398	Aljustrel-Castro Verde, Alentejo, PORTUGAL	+	+	1M	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1424400	Aljustrel-Castro Verde, Alentejo, PORTUGAL	+	+	1M	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1424401	Aljustrel-Castro Verde, Alentejo, PORTUGAL	+	+	1F	Z,PG	CA, JPZ, NHM
<i>T. cf. elenae</i> (larva)	1046072	A-5 km 334, Mérida, Badajoz, ESPAÑA	+	-	?	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1424399	Aljustrel-Castro Verde, Alentejo, PORTUGAL	-	+	1F	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1046042	Sanlúcar de Guadiana, Huelva, ESPAÑA	-	+	1M	Z,PG	CA, JPZ, NHM
<i>T. cf. estrellae</i>	1046258	Arroyo Becea, La Fuencaliente, Ciudad Real, ESPAÑA	+	+	1F	CA,Arr1,JL	CA, JPZ, NHM
“	1046257	Arroyo Becea, La Fuencaliente, Ciudad Real, ESPAÑA	+	+	1M	CA,Arr1,JL	CA, JPZ, NHM
“	CA11	Arroyo Castaño, Los Navalucillos, Toledo, ESPAÑA	+	+	1M	CA,Arr1,JL	CA, JPZ, NHM
“	CA11	Arroyo Castaño, Los Navalucillos, Toledo, ESPAÑA		+	1F	CA,Arr1,JL	CA, JPZ, NHM
“	CA121	Arroyo Becea, La Fuencaliente, Ciudad Real, ESPAÑA	+	+	1M	CA,Arr1,JL	CA, JPZ, NHM
“	CA66	Arroyo Becea, La Fuencaliente, Ciudad Real, ESPAÑA	+	+	1F	CA,Arr1,JL	CA, JPZ, NHM
“	IBE1188	Arroyo Becea, La Fuencaliente, Ciudad Real, ESPAÑA	+	-	?	CA,Arr1,JL	CA, JPZ, NHM
<i>T. cf. farinosae</i>	1046150	CM-4162, 6km N, Puerto Rey, Toledo, ESPAÑA	+	+	1M	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1046153	CM-4162, 6km N, Puerto Rey, Toledo, ESPAÑA	+	+	1F	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1046152	CM-4162, 6km N, Puerto Rey, Toledo, ESPAÑA	+	+	1F	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1046301	CM-4162, 6km N, Puerto Rey, Toledo, ESPAÑA	+	+	1F	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1046149	CM-4162, 6km N, Puerto Rey, Toledo, ESPAÑA	+	+	1M	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1046299	CM-4162, 6km N, Puerto Rey, Toledo, ESPAÑA	+	+	1M	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1046151	CM-4162, 6km N, Puerto Rey, Toledo, ESPAÑA	+	+	1M	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1046300	CM-4162, 6km N, Puerto Rey, Toledo, ESPAÑA	+	+	1F	Z,PG	CA, JPZ, NHM
<i>T. cf. gonzaloi</i>	CA79	Jalón-Bernia, Alicante, ESPAÑA	+	-	?	CA,AFai	CA, JPZ, NHM
“	CA80	Jalón-Bernia, Alicante, ESPAÑA	+	+	1F	CA,AFai	CA, JPZ, NHM
<i>T. cf. laurentii</i>	CA68	Los Lobos, Sierra Almagrera, Almeria, ESPAÑA	+	+	1F	CA,Arr1,JL	CA, JPZ, NHM
<i>T. sp. 1 aff. armata</i>	1046052	Puerto Tirado, 2,7 km SE, Ubrique, Cádiz, ESPAÑA	+	+	1F	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1046187	Puerto Tirado, 2,7 km SE, Ubrique, Cádiz, ESPAÑA	+	+	1M	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1041166	La Dehesilla, Benaocaz, Cádiz, ESPAÑA	+	+	1M	CA,Arr1,Arr2	CA, JPZ, NHM
“	1041891	La Dehesilla, Benaocaz, Cádiz, ESPAÑA	+	+	1M	CA,Arr1,Arr2	CA, JPZ, NHM
“	1041946	La Dehesilla, Benaocaz, Cádiz, ESPAÑA	+	+	1F	CA,Arr1,Arr2	CA, JPZ, NHM
“	1041971	La Dehesilla, Benaocaz, Cádiz, ESPAÑA	+	+	1F	CA,Arr1,Arr2	CA, JPZ, NHM
“	1041962	La Dehesilla, Benaocaz, Cádiz, ESPAÑA	+	+	1F	CA,Arr1,Arr2	CA, JPZ, NHM
“	1041963	La Dehesilla, Benaocaz, Cádiz, ESPAÑA	+	+	1M	CA,Arr1,Arr2	CA, JPZ, NHM

Tabla II. Continuación.

Especie	Voucher	Localidad	Sec.	Morf.	nº de ejemplares estudiado	Recolectores	Coll.
“	1046054	Puerto Tirado, 2,7 km SE, Ubrique, Cádiz, ESPAÑA	+	+	1F	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1046051	Puerto Tirado, 2,7 km SE, Ubrique, Cádiz, ESPAÑA	+	+	1M	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1046310	Puerto Tirado, 2,7 km SE, Ubrique, Cádiz, ESPAÑA	+	+	1M	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1046188	Puerto Tirado, 2,7 km SE, Ubrique, Cádiz, ESPAÑA	+	+	1F	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1046189	Puerto Tirado, 2,7 km SE, Ubrique, Cádiz, ESPAÑA	+	+	1M	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1046190	Puerto Tirado, 2,7 km SE, Ubrique, Cádiz, ESPAÑA	+	+	1F	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1046311	Puerto Tirado, 2,7 km SE, Ubrique, Cádiz, ESPAÑA	+	+	1M	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1041954	La Dehesilla, Benaocaz, Cádiz, ESPAÑA	-	+	1F	CA,Arr1,Arr2	CA, JPZ, NHM
“	1041978	La Dehesilla, Benaocaz, Cádiz, ESPAÑA	-	+	1M	CA,Arr1,Arr2	CA, JPZ, NHM
“	1046053	Puerto Tirado, 2,7 km SE, Ubrique, Cádiz, ESPAÑA	-	+	1F	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1424415	Grazalema, Cádiz, ESPAÑA	-	+	1M	CA,Arr1	CA, JPZ, NHM
<i>T. sp. 2</i>	1046035	Carmona, Sevilla, ESPAÑA	+	+	1F	Z,PG,SGh	CA, JPZ, NHM
<i>T. sp. 3 aff. baetica</i>	1042236	Valle de Alcudia, Almodovar del Campo, Ciudad Real, ESPAÑA	+	+	1M	CA,Arr1,Arr2	CA, JPZ, NHM
“	1046169	Arroyo Ceboloso, Zarza-Capilla, Badajoz, ESPAÑA	+	+	1M	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1424416	Valle de Alcudia, Almodovar del Campo, Ciudad Real, ESPAÑA	+	+	1F	CA,Arr1	CA, JPZ, NHM
<i>T. sp. 4 aff. baetica</i>	1046171	Arroyo Dos Hermanos, Zarza-Capilla, Badajoz, ESPAÑA	+	+	1F	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1046166	Embalse de la Serena, Garlitos, Badajoz, ESPAÑA	+	+	1M	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1046167	Embalse de la Serena, Garlitos, Badajoz, ESPAÑA	+	+	1M	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1046164	BA-136 km 12, Sancti-Spiritus, Badajoz, ESPAÑA	+	+	1F	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1046168	Embalse de la Serena, Garlitos, Badajoz, ESPAÑA	+	+	1M	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1046163	BA-136 km 12, Sancti-Spiritus, Badajoz, ESPAÑA	+	+	1M	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1046165	BA-136 km 12, Sancti-Spiritus, Badajoz, ESPAÑA	+	+	1F	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1046161	BA-136 km 12, Sancti-Spiritus, Badajoz, ESPAÑA	+	+	1M	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1046162	BA-136 km 12, Sancti-Spiritus, Badajoz, ESPAÑA	+	+	1M	Z,PG	CA, JPZ, NHM
<i>T. sp. 5</i>	1046047	Puerto de los Reventones, Fregenal de la Sierra, Badajoz, ESPAÑA	+	+	1M	Z,PG,Gh	CA, JPZ, NHM
<i>T. sp. 6</i>	1046143	Arroyo Zaos, Oliva de la Frontera, Badajoz, ESPAÑA	+	+	1F	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1046145	Arroyo Zaos, Oliva de la Frontera, Badajoz, ESPAÑA	+	+	1M	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1046144	Arroyo Zaos, Oliva de la Frontera, Badajoz, ESPAÑA	-	+	1F	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1046146	Arroyo Zaos, Oliva de la Frontera, Badajoz, ESPAÑA	-	+	1M	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1046147	Arroyo Zaos, Oliva de la Frontera, Badajoz, ESPAÑA	-	+	1M	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1046296	Arroyo Zaos, Oliva de la Frontera, Badajoz, ESPAÑA	-	+	1M	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1046297	Arroyo Zaos, Oliva de la Frontera, Badajoz, ESPAÑA	-	+	1F	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1046298	Arroyo Zaos, Oliva de la Frontera, Badajoz, ESPAÑA	-	+	1F	Z,PG	CA, JPZ, NHM
<i>T. sp. 7</i>	1046142	Higuera de Vargas, Badajoz, ESPAÑA	+	+	1F	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1046294	Higuera de Vargas, Badajoz, ESPAÑA	+	+	1F	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1046139	Higuera de Vargas, Badajoz, ESPAÑA	+	+	1M	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1046293	Higuera de Vargas, Badajoz, ESPAÑA	+	+	1M	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1046138	Higuera de Vargas, Badajoz, ESPAÑA	+	+	1M	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1046295	Higuera de Vargas, Badajoz, ESPAÑA	+	+	1F	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1046140	Higuera de Vargas, Badajoz, ESPAÑA	+	+	1M	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1046141	Higuera de Vargas, Badajoz, ESPAÑA	+	+	1F	Z,PG	CA, JPZ, NHM
<i>T. coenobita</i> sp.n. 8	-	Valverde de Burguillos, Badajoz, ESPAÑA	-	+	HT (1M), PTs (178 M, 185 F)	Z,PG,Gh	JPZ
“	1046048	Valverde de Burguillos, Badajoz, ESPAÑA	+	+	1M (PT)	Z,PG,Gh	CA, JPZ, NHM

Tabla II. Continuación.

Especie	Voucher	Localidad	Sec.	Morf.	nº de ejemplares estudiado	Recolectores	Coll.
“	1046049	Valverde de Burguillos, Badajoz, ESPAÑA	+	+	1M (PT)	Z,PG,Gh	CA, JPZ, NHM
“	1046050	Valverde de Burguillos, Badajoz, ESPAÑA	+	+	1M (PT)	Z,PG,Gh	CA, JPZ, NHM
“	1046184	Valverde de Burguillos, Badajoz, ESPAÑA	+	+	1M (PT)	Z,PG,Gh	CA, JPZ, NHM
“	1046185	Valverde de Burguillos, Badajoz, ESPAÑA	+	+	1F (PT)	Z,PG,Gh	CA, JPZ, NHM
“	1046186	Valverde de Burguillos, Badajoz, ESPAÑA	+	+	1F (PT)	Z,PG,Gh	CA, JPZ, NHM
“	1046308	Valverde de Burguillos, Badajoz, ESPAÑA	+	+	1F (PT)	Z,PG,Gh	CA, JPZ, NHM
“	1046309	Valverde de Burguillos, Badajoz, ESPAÑA	-	+	1F (PT)	Z,PG,Gh	CA, JPZ, NHM
“	1046291	Río La Albuera, Almendral, Badajoz, ESPAÑA	+	+	1M	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1046131	Río La Albuera, Almendral, Badajoz, ESPAÑA	+	+	1M	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1046292	Río La Albuera, Almendral, Badajoz, ESPAÑA	+	+	1F	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1046136	Valverde de Leganés, Badajoz, ESPAÑA	+	+	1F	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1046132	Río La Albuera, Almendral, Badajoz, ESPAÑA	+	+	1M	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1046290	Río La Albuera, Almendral, Badajoz, ESPAÑA	+	+	1M	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1046134	Río La Albuera, Almendral, Badajoz, ESPAÑA	+	+	1F	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1046133	Río La Albuera, Almendral, Badajoz, ESPAÑA	+	+	1M	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1046135	Río La Albuera, Almendral, Badajoz, ESPAÑA	+	+	1F	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1046129	Río Guadajira, Aceuchal, Badajoz, ESPAÑA	+	+	1F	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1046287	Río Guadajira, Aceuchal, Badajoz, ESPAÑA	+	+	1F	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1046128	Río Guadajira, Aceuchal, Badajoz, ESPAÑA	+	+	1M	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1046127	Río Guadajira, Aceuchal, Badajoz, ESPAÑA	+	+	1M	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1046130	Río Guadajira, Aceuchal, Badajoz, ESPAÑA	+	+	1F	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1046285	Río Guadajira, Aceuchal, Badajoz, ESPAÑA	+	+	1M	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1046286	Río Guadajira, Aceuchal, Badajoz, ESPAÑA	+	+	1M	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1046288	Río Guadajira, Aceuchal, Badajoz, ESPAÑA	+	+	1F	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1046289	Río Guadajira, Aceuchal, Badajoz, ESPAÑA	+	+	1F	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1046137	Valverde de Leganés, Badajoz, ESPAÑA	-	+	1F	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1046126	Río Guadajira, Aceuchal, Badajoz, ESPAÑA	-	+	1M	Z,PG	CA, JPZ, NHM
<i>T. daemniaca</i> sp.n. 9	1042203	N-420 km 101, Fuencaliente, Ciudad Real, ESPAÑA	+	+	1M (HT)	CA,Arr1,Arr2	CA, JPZ, NHM
“	1042187	N-420 km 101, Fuencaliente, Ciudad Real, ESPAÑA	+	+	1M (PT)	CA,Arr1,Arr2	CA, JPZ, NHM
“	1042195	N-420 km 101, Fuencaliente, Ciudad Real, ESPAÑA	+	+	1F (PT)	CA,Arr1,Arr2	CA, JPZ, NHM
“	1042266	N-420 km 101, Fuencaliente, Ciudad Real, ESPAÑA	+	+	1M (PT)	CA,Arr1,Arr2	CA, JPZ, NHM
<i>T. sp. 10</i>	1046055	Puerto Tirado, 2,7 km SE, Ubrique, Cádiz, ESPAÑA	+	+	1M	Z,PG	CA, JPZ, NHM
<i>T. sp. 11</i>	1042245	Nava de Cabra, Cortijo de los Benítez, Córdoba, ESPAÑA	+	+	1M	CA,Arr1,Arr2	CA, JPZ, NHM
“	1042253	Nava de Cabra, Cortijo de los Benítez, Córdoba, ESPAÑA	+	+	1M	CA,Arr1,Arr2	CA, JPZ, NHM
“	1042261	Nava de Cabra, Cortijo de los Benítez, Córdoba, ESPAÑA	+	+	1F	CA,Arr1,Arr2	CA, JPZ, NHM
<i>T. sp. 12</i>	1424421	Arroyo de la Aliseda, Ventillas, Ciudad Real, ESPAÑA	+	+	1F	CA,Arr1	CA, JPZ, NHM
“	1424422	Arroyo de la Aliseda, Ventillas, Ciudad Real, ESPAÑA	+	+	1M	CA,Arr1	CA, JPZ, NHM
“	1424423	Arroyo de la Aliseda, Ventillas, Ciudad Real, ESPAÑA	+	+	1F	CA,Arr1	CA, JPZ, NHM
<i>T. sp. 13</i>	1424419	Alcudia, Cañada hato de Garro, Almodóvar del Campo, Ciudad Real, ESPAÑA	+	+	1F	CA,Arr1	CA, JPZ, NHM
“	1424418	Alcudia, Cañada hato de Garro, Almodóvar del Campo, Ciudad Real, ESPAÑA	+	+	1M	CA,Arr1	CA, JPZ, NHM
“	1424417	Alcudia, Cañada hato de Garro, Almodóvar del Campo, Ciudad Real, ESPAÑA	+	+	1M	CA,Arr1	CA, JPZ, NHM
“	1424420	Alcudia, Cañada hato de Garro, Almodóvar del Campo, Ciudad Real, ESPAÑA	+	+	1M	CA,Arr1	CA, JPZ, NHM
<i>T. sp. 14</i>	CA25	Alcudia, Ermita de Pedro Morillo, Almodóvar del Campo, Ciudad Real,	+	+	1F	CA,JL	CA, JPZ, NHM

Tabla II. Continuación.

Especie	Voucher	Localidad	Sec.	Morf.	nº de ejemplares estudiado	Recolectores	Coll.
“	CA1	Arroyo de Navalacuenca, N-420 km 118, Brazatortas, Ciudad Real, ESPAÑA	+	+	1M	CA,Arr1,JL	CA, JPZ, NHM
“	1046256	Arroyo de Navalacuenca, N-420 km 118, Brazatortas, Ciudad Real, ESPAÑA	+	+	1F	CA,Arr1,JL	CA, JPZ, NHM
“	1042212	Arroyo de Navalacuenca, N-420 km 118, Brazatortas, Ciudad Real, ESPAÑA	+	+	1F	CA,Arr1,Arr2	CA, JPZ, NHM
“	IBE1187	Arroyo de Navalacuenca, N-420 km 118, Brazatortas, Ciudad Real, ESPAÑA	+	-	?	CA,Arr1,JL	CA, JPZ, NHM
“	T2	Valle del Escorial, Brazatortas, Ciudad Real, ESPAÑA	-	+	1F	CA,Arr1,JL	CA, JPZ, NHM
<i>T. sp. 15 aff. gonzaloi</i>	1046111	Rambla del Tejar, La Pesquera, Cuenca, ESPAÑA	+	+	1M	CA,Arr1,JL	CA, JPZ, NHM
“	1046269	Rambla de la Consolación, Iniesta, Cuenca, ESPAÑA	+	+	1M	CA,Arr1	CA, JPZ, NHM
“	1046271	Rambla de la Consolación, Iniesta, Cuenca, ESPAÑA	+	+	1M	CA,Arr1	CA, JPZ, NHM
“	1046273	Rambla de la Consolación, Iniesta, Cuenca, ESPAÑA	+	+	1F	CA,Arr1	CA, JPZ, NHM
“	1046270	Rambla de la Consolación, Iniesta, Cuenca, ESPAÑA	+	+	1M	CA,Arr1	CA, JPZ, NHM
“	1046231	Cerro de las Canteras, Fuentealbilla, Albacete, ESPAÑA	+	+	1F	CA,Arr1,JL	CA, JPZ, NHM
“	1046272	Rambla de la Consolación, Iniesta, Cuenca, ESPAÑA	+	+	1F	CA,Arr1	CA, JPZ, NHM
“	1046232	Cerro de las Canteras, Fuentealbilla, Albacete, ESPAÑA	+	+	1F	CA,Arr1,JL	CA, JPZ, NHM
“	1046234	Cerro de las Canteras, Fuentealbilla, Albacete, ESPAÑA	+	+	1M	CA,Arr1,JL	CA, JPZ, NHM
“	1046233	Cerro de las Canteras, Fuentealbilla, Albacete, ESPAÑA	+	+	1M	CA,Arr1,JL	CA, JPZ, NHM
“	1046235	Cerro de las Canteras, Fuentealbilla, Albacete, ESPAÑA	+	+	1F	CA,Arr1,JL	CA, JPZ, NHM
“	IBE986	Cerro de las Canteras, Fuentealbilla, Albacete, ESPAÑA	-	+	1F	CA,Arr1,JL	CA, JPZ, NHM
“	IBE987	Rambla de la Consolación, Iniesta, Cuenca, ESPAÑA	-	+	1M	CA,Arr1	CA, JPZ, NHM
“	IBE988	Rambla de la Consolación, Iniesta, Cuenca, ESPAÑA	-	+	1F	CA,Arr1	CA, JPZ, NHM
<i>T. sp. 16 aff. toletana</i>	1046228	Cerro de las Canteras, Fuentealbilla, Albacete, ESPAÑA	+	+	1M	CA,Arr1,JL	CA, JPZ, NHM
“	1046230	Cerro de las Canteras, Fuentealbilla, Albacete, ESPAÑA	+	+	1F	CA,Arr1,JL	CA, JPZ, NHM
“	1046227	Cerro de las Canteras, Fuentealbilla, Albacete, ESPAÑA	+	+	1M	CA,Arr1,JL	CA, JPZ, NHM
“	1046229	Cerro de las Canteras, Fuentealbilla, Albacete, ESPAÑA	+	+	1F	CA,Arr1,JL	CA, JPZ, NHM
“	1046226	Cerro de las Canteras, Fuentealbilla, Albacete, ESPAÑA	-	+	1M	CA,Arr1,JL	CA, JPZ, NHM
“	IBE984	Cerro de las Canteras, Fuentealbilla, Albacete, ESPAÑA	-	+	1F	CA,Arr1,JL	CA, JPZ, NHM
<i>T. aff.toletana/gonzaloi?</i>	IBE983	Cerro de las Canteras, Fuentealbilla, Albacete, ESPAÑA	-	+	?	CA,Arr1,JL	CA, JPZ, NHM
<i>T. aff.toletana/gonzaloi?</i>	IBE985	Cerro de las Canteras, Fuentealbilla, Albacete, ESPAÑA	-	+	?	CA,Arr1,JL	CA, JPZ, NHM
<i>T. sp. 17 aff. toletana</i>	CA14	El Cenajo, Hellín, Albacete, ESPAÑA	+	+	1M	CA,Arr1,JL	CA, JPZ, NHM
“	1046251	El Cenajo, Hellín, Albacete, ESPAÑA	+	+	1M	CA,Arr1,JL	CA, JPZ, NHM
“	1046253	El Cenajo, Hellín, Albacete, ESPAÑA	+	+	1F	CA,Arr1,JL	CA, JPZ, NHM
“	1046252	El Cenajo, Hellín, Albacete, ESPAÑA	+	+	1F	CA,Arr1,JL	CA, JPZ, NHM
“	CA17	El Cenajo, Hellín, Albacete, ESPAÑA	+	-	?	CA,Arr1,JL	CA, JPZ, NHM
“	1046254	El Cenajo, Hellín, Albacete, ESPAÑA	-	+	1M	CA,JL	CA, JPZ, NHM
“	1046255	El Cenajo, Hellín, Albacete, ESPAÑA	-	+	1F	CA,JL	CA, JPZ, NHM
<i>T. sp. 18 aff. toletana</i>	1046261	Fuente de la Parra, Ayna, Albacete, ESPAÑA	+	+	1F	CA,Arr1,JL	CA, JPZ, NHM
“	1046262	Fuente de la Parra, Ayna, Albacete, ESPAÑA	+	+	1M	CA,JL	CA, JPZ, NHM
“	1046259	Fuente de la Parra, Ayna, Albacete, ESPAÑA	+	+	1M	CA,Arr1,JL	CA, JPZ, NHM
“	1046260	Fuente de la Parra, Ayna, Albacete, ESPAÑA	+	+	1M	CA,Arr1,JL	CA, JPZ, NHM
“	CA8	Fuente de la Parra, Ayna, Albacete, ESPAÑA	+	-	?	CA,JL	CA, JPZ, NHM
“	IBE1190	Fuente de la Parra, Ayna, Albacete, ESPAÑA	+	-	?	CA,JL	CA, JPZ, NHM
“	1046263	Fuente de la Parra, Ayna, Albacete, ESPAÑA	+	+	1F	CA,JL	CA, JPZ, NHM
“	CA24	Cueva Negra, Ayna, Albacete, ESPAÑA	+	-	?	CA,Arr1,JL	CA, JPZ, NHM
“	1046237	Cueva Negra, Ayna, Albacete, ESPAÑA	+	+	1M	CA,Arr1,JL	CA, JPZ, NHM

Tabla II. Continuación.

Especie	Voucher	Localidad	Sec.	Morf.	nº de ejemplares estudiado	Recolectores	Coll.
"	1046236	Cueva Negra, Aýna, Albacete, ESPAÑA	+	+	1M	CA,Arr1,Arr2,R	CA, JPZ, NHM
"	1046238	Cueva Negra, Aýna, Albacete, ESPAÑA	+	+	1M	CA,Arr1,JL	CA, JPZ, NHM
"	CA12	Cueva Negra, Aýna, Albacete, ESPAÑA	+	-	?	CA,Arr1,JL	CA, JPZ, NHM
"	CA13	Cueva Negra, Aýna, Albacete, ESPAÑA	+	-	?	CA,Arr1,JL	CA, JPZ, NHM
"	1046239	Cueva Negra, Aýna, Albacete, ESPAÑA	+	+	1M	CA,Arr1,JL	CA, JPZ, NHM
"	1046240	Cueva Negra, Aýna, Albacete, ESPAÑA	-	+	1F	CA,Arr1,JL	CA, JPZ, NHM
<i>T. sp. 19 aff. toletana</i>	1424430	La Unde, Ayora, Valencia, ESPAÑA	+	+	1F	CA,Arr1	CA, JPZ, NHM
"	1424432	Fuente de Sancho, Alatoz, Albacete, ESPAÑA	+	+	1M	CA,Arr1	CA, JPZ, NHM
"	1046265	Fuente de Sancho, Alatoz, Albacete, ESPAÑA	+	+	1M	CA,Arr1,JL	CA, JPZ, NHM
"	1046264	Fuente de Sancho, Alatoz, Albacete, ESPAÑA	+	+	1M	CA,Arr1,JL	CA, JPZ, NHM
"	1046267	Fuente de Sancho, Alatoz, Albacete, ESPAÑA	+	+	1F	CA,Arr1,JL	CA, JPZ, NHM
"	1046266	Fuente de Sancho, Alatoz, Albacete, ESPAÑA	+	+	1M	CA,Arr1,JL	CA, JPZ, NHM
"	1046268	Fuente de Sancho, Alatoz, Albacete, ESPAÑA	+	+	1F	CA,Arr1,JL	CA, JPZ, NHM
"	1424431	Arroyo de Tolonche, Alatoz, Albacete, ESPAÑA	+	+	1M	CA,Arr1	CA, JPZ, NHM
"	1046223	Cañada de Pajares, Molino del Tobillo, Alpera, Albacete, ESPAÑA	+	+	1M	CA,Arr1,JL	CA, JPZ, NHM
"	1046224	Cañada de Pajares, Molino del Tobillo, Alpera, Albacete, ESPAÑA	+	+	1F	CA,Arr1,JL	CA, JPZ, NHM
"	1046225	Cañada de Pajares, Molino del Tobillo, Alpera, Albacete, ESPAÑA	+	+	1F	CA,Arr1,JL	CA, JPZ, NHM
"	1046108	Zafra de Záncara, Cuenca, ESPAÑA	+	+	1M	Z	CA, JPZ, NHM
"	1046216	Zafra de Záncara, Cuenca, ESPAÑA	+	+	1M	Z	CA, JPZ, NHM
"	1046219	Zafra de Záncara, Cuenca, ESPAÑA	+	+	1F	Z	CA, JPZ, NHM
"	1046109	Zafra de Záncara, Cuenca, ESPAÑA	+	+	1F	Z	CA, JPZ, NHM
"	1046221	Zafra de Záncara, Cuenca, ESPAÑA	+	+	1F	Z	CA, JPZ, NHM
"	1046220	Zafra de Záncara, Cuenca, ESPAÑA	+	+	1F	Z	CA, JPZ, NHM
"	1046217	Zafra de Záncara, Cuenca, ESPAÑA	+	+	1M	Z	CA, JPZ, NHM
"	1046218	Zafra de Záncara, Cuenca, ESPAÑA	+	+	1M	Z	CA, JPZ, NHM
"	1424445	Valdeolivas, Alcarria, Cuenca, ESPAÑA	+	+	1F	CA,Arr1	CA, JPZ, NHM
"	1424446	Valdeolivas, Alcarria, Cuenca, ESPAÑA	+	+	1M	CA,Arr1	CA, JPZ, NHM
"	1424438	Arroyo de Valdegraciano, Alcarria, Cuenca, ESPAÑA	+	+	1F	CA,Arr1	CA, JPZ, NHM
"	1424440	Arroyo de Valdegraciano, Alcarria, Cuenca, ESPAÑA	+	+	1M	CA,Arr1	CA, JPZ, NHM
"	1424437	Arroyo de Valdegraciano, Alcarria, Cuenca, ESPAÑA	+	+	1M	CA,Arr1	CA, JPZ, NHM
"	1424450	Arroyo de la Zarzuela, Alcarria, Guadalajara, ESPAÑA	+	+	1F	CA,Arr1	CA, JPZ, NHM
"	1424439	Arroyo de Valdegraciano, Alcarria, Cuenca, ESPAÑA	+	+	1M	CA,Arr1	CA, JPZ, NHM
"	1424441	Camino del Cuento, Alcarria, Cuenca, ESPAÑA	+	+	1F	CA,Arr1	CA, JPZ, NHM
"	1424433	Camino del Corral de Ratón, Alcarria, Cuenca, ESPAÑA	+	+	1M	CA,Arr1	CA, JPZ, NHM
"	1424452	Arroyo de la Zarzuela, Alcarria, Guadalajara, ESPAÑA	+	+	1F	CA,Arr1	CA, JPZ, NHM
"	1424442	Camino del Cuento, Alcarria, Cuenca, ESPAÑA	+	+	1F	CA,Arr1	CA, JPZ, NHM
"	1424448	Arroyo de la Dehesa, Alcarria, Guadalajara, ESPAÑA	+	+	1F	CA,Arr1	CA, JPZ, NHM
"	1424443	Camino del Cuento, Alcarria, Cuenca, ESPAÑA	+	+	1F	CA,Arr1	CA, JPZ, NHM
"	1424447	Arroyo de la Dehesa, Alcarria, Guadalajara, ESPAÑA	+	+	1F	CA,Arr1	CA, JPZ, NHM
"	1424435	Camino del Corral de Ratón, Alcarria, Cuenca, ESPAÑA	+	+	1F	CA,Arr1	CA, JPZ, NHM
"	1424436	Camino del Corral de Ratón, Alcarria, Cuenca, ESPAÑA	+	+	1M	CA,Arr1	CA, JPZ, NHM
"	1424444	Valdeolivas, Alcarria, Cuenca, ESPAÑA	+	+	1M	CA,Arr1	CA, JPZ, NHM
"	1424449	Arroyo de la Zarzuela, Alcarria, Guadalajara, ESPAÑA	+	+	1M	CA,Arr1	CA, JPZ, NHM

Tabla II. Continuación.

Especie	Voucher	Localidad	Sec.	Morf.	nº de ejemplares estudiado	Recolectores	Coll.
“	1424434	Camino del Corral de Ratón, Alcarria, Cuenca, ESPAÑA	-	+	1F	CA,Arr1	CA, JPZ, NHM
“	1424451	Arroyo de la Zarzuela, Alcarria, Guadalajara, ESPAÑA	-	+	1M	CA,Arr1	CA, JPZ, NHM
“	1046110	Zafra de Záncara, Cuenca, ESPAÑA	-	+	1M	Z	CA, JPZ, NHM
“	IBE989	Fuente de Sancho, Alatoz, Albacete, ESPAÑA	-	+	1F	CA,Arr1,JL	CA, JPZ, NHM
“	IBE990	Fuente de Sancho, Alatoz, Albacete, ESPAÑA	-	+	1M	CA,Arr1,JL	CA, JPZ, NHM
“	IBE991	Cañada de Pajares, Molino del Tobillo, Alpera, Albacete, ESPAÑA	-	+	1F	CA,Arr1,JL	CA, JPZ, NHM
“	IBE992	Cañada de Pajares, Molino del Tobillo, Alpera, Albacete, ESPAÑA	-	+	1M	CA,Arr1,JL	CA, JPZ, NHM
<i>T. sp. 20</i>	CA10	Río Estena, CM-4106 km 40, Helechosa de los Montes, Badajoz, ESPAÑA	+	+	1F	CA,Arr1,JL	CA, JPZ, NHM
“	IBE1186	Río Estena, CM-4106 km 40, Helechosa de los Montes, Badajoz, ESPAÑA	+	+	1M	CA,Arr1,JL	CA, JPZ, NHM
<i>T. sp. 21</i>	CA38	El Navazuelo, Zuheros, Córdoba, ESPAÑA	+	+	1M	A.Castro	CA, JPZ, NHM
“	CA38	El Navazuelo, Zuheros, Córdoba, ESPAÑA	-	+	1F	A.Castro	CA, JPZ, NHM
“	1042183	Cortijo de los Frailes, CP-89, Cabra, Córdoba, ESPAÑA	+	+	1F	CA,Arr1,Arr2	CA, JPZ, NHM
“	1042191	Cortijo de los Frailes, CP-89, Cabra, Córdoba, ESPAÑA	+	+	1M	CA,Arr1,Arr2	CA, JPZ, NHM
“	1041993	Camino Viejo a la Ermita, Cabra, Córdoba, ESPAÑA	+	+	1M	CA,Arr1,Arr2	CA, JPZ, NHM
“	1046125	Camino Viejo a la Ermita, Cabra, Córdoba, ESPAÑA	+	+	1M	CA,Arr1,Arr2	CA, JPZ, NHM
“	1042001	Camino Viejo a la Ermita, Cabra, Córdoba, ESPAÑA	+	+	1M	CA,Arr1,Arr2	CA, JPZ, NHM
“	1042199	Cortijo de los Frailes, CP-89, Cabra, Córdoba, ESPAÑA	+	+	1F	CA,Arr1,Arr2	CA, JPZ, NHM
“	1042009	Camino Viejo a la Ermita, Cabra, Córdoba, ESPAÑA	+	+	1M	CA,Arr1,Arr2	CA, JPZ, NHM
“	1042025	Camino Viejo a la Ermita, Cabra, Córdoba, ESPAÑA	+	+	1M	CA,Arr1,Arr2	CA, JPZ, NHM
“	1042017	Camino Viejo a la Ermita, Cabra, Córdoba, ESPAÑA	-	+	1F	CA,Arr1,Arr2	CA, JPZ, NHM
<i>T. amara</i> sp.n. 22	1424387	Badajoz, 3km NO, Badajoz, ESPAÑA	+	+	1M (HT)	Z.PG	CA, JPZ, NHM
“	1424384	Badajoz, 3km NO, Badajoz, ESPAÑA	+	+	1F (PT)	Z.PG	CA, JPZ, NHM
“	1424385	Badajoz, 3km NO, Badajoz, ESPAÑA	+	+	1F (PT)	Z.PG	CA, JPZ, NHM
“	1424386	Badajoz, 3km NO, Badajoz, ESPAÑA	+	+	1F (PT)	Z.PG	CA, JPZ, NHM
<i>T. sp. 23 aff. belenae</i>	1046091	Malpartida de Plasencia, Cáceres, ESPAÑA	+	+	1M	Z.PG,CA,JL	CA, JPZ, NHM
“	1046092	Malpartida de Plasencia, Cáceres, ESPAÑA	+	+	1F	Z.PG,CA,JL	CA, JPZ, NHM
<i>T. sp. 24 aff. bullaquensis</i>	1046093	Grimaldo 2.3km N, Cañaveral, Cáceres, ESPAÑA	+	+	1M	Z.PG	CA, JPZ, NHM
“	1046094	Grimaldo 2.3km N, Cañaveral, Cáceres, ESPAÑA	+	+	1F	Z.PG	CA, JPZ, NHM
<i>T. sp. 25</i>	1046073	Arroyo de la Luz, Cáceres, ESPAÑA	+	+	1F	Z.PG,CA,JL	CA, JPZ, NHM
“	1046074	Arroyo de la Luz, Cáceres, ESPAÑA	+	+	1M	Z.PG,CA,JL	CA, JPZ, NHM
“	1046075	Arroyo de la Luz, Cáceres, ESPAÑA	+	+	1M	Z.PG,CA,JL	CA, JPZ, NHM
<i>T. sp. 26</i>	1046095	Zarza la Mayor 4.5 km NE, Cáceres, ESPAÑA	+	+	1F	Z.PG	CA, JPZ, NHM
<i>T. sp. 27</i>	1046097	Moraleja-Cilleros, Cáceres, ESPAÑA	+	+	1F	Z.PG	CA, JPZ, NHM
“	1046212	Moraleja-Cilleros, Cáceres, ESPAÑA	+	+	1F	Z.PG	CA, JPZ, NHM
“	1046096	Moraleja-Cilleros, Cáceres, ESPAÑA	+	+	1F	Z.PG	CA, JPZ, NHM
“	1046211	Moraleja-Cilleros, Cáceres, ESPAÑA	+	+	1F	Z.PG	CA, JPZ, NHM
<i>T. sp. 28</i>	1046087	Zarza la Mayor 4km S, Cáceres, ESPAÑA	+	+	1F	Z.PG,CA,JL	CA, JPZ, NHM
“	1046088	Zarza la Mayor 4km S, Cáceres, ESPAÑA	+	+	1M	Z.PG,CA,JL	CA, JPZ, NHM
“	1046208	Zarza la Mayor 4km S, Cáceres, ESPAÑA	+	+	1M	Z.PG,CA,JL	CA, JPZ, NHM
“	1046089	Zarza la Mayor 4km S, Cáceres, ESPAÑA	+	+	1M	Z.PG,CA,JL	CA, JPZ, NHM
“	1046315	Zarza la Mayor 4km S, Cáceres, ESPAÑA	+	+	1F	Z.PG,CA,JL	CA, JPZ, NHM
“	1046209	Zarza la Mayor 4km S, Cáceres, ESPAÑA	-	+	1F	Z.PG,CA,JL	CA, JPZ, NHM
<i>T. sp. 29</i>	1046101	Arr. Mirabella, 3.5 km S, Pozuelo de Zarzón, Cáceres, ESPAÑA	+	+	1M	Z.PG	CA, JPZ, NHM

Tabla II. Continuación.

Especie	Voucher	Localidad	Sec.	Morf.	nº de ejemplares estudiado	Recolectores	Coll.
“	1046102	Arr. Mirabella, 3.5 km S, Pozuelo de Zarzón, Cáceres, ESPAÑA	+	+	1M	Z,PG	CA, JPZ, NHM
<i>T. sp. 30</i>	1046105	Santa Cruz de Paniagua 4.2km SO, Cáceres, ESPAÑA	+	+	1F	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1046107	Santa Cruz de Paniagua 3.6km E, Cáceres, ESPAÑA	+	+	1F	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1046106	Santa Cruz de Paniagua 4.2km SO, Cáceres, ESPAÑA	+	+	1M	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1046316	Santa Cruz de Paniagua 4.2km SO, Cáceres, ESPAÑA	+	+	1M	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1046214	Santa Cruz de Paniagua 4.2km SO, Cáceres, ESPAÑA	+	+	1M	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1046215	Santa Cruz de Paniagua 4.2km SO, Cáceres, ESPAÑA	+	+	1F	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1046317	Santa Cruz de Paniagua 4.2km SO, Cáceres, ESPAÑA	-	+	1M	Z,PG	CA, JPZ, NHM
<i>T. sp. 31</i>	1046154	Valdecaballeros, Badajoz, ESPAÑA	+	+	1F	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1046155	Valdecaballeros, Badajoz, ESPAÑA	+	+	1M	Z,PG	CA, JPZ, NHM
<i>T. sp. 32 aff. carpetana</i>	1046103	Arr. Mirabella, 3.5 km S, Pozuelo de Zarzón, Cáceres, ESPAÑA	+	+	1M	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1046213	Arr. Mirabella, 3.5 km S, Pozuelo de Zarzón, Cáceres, ESPAÑA	+	+	1F	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1046104	Arr. Mirabella, 3.5 km S, Pozuelo de Zarzón, Cáceres, ESPAÑA	+	+	1F	Z,PG	CA, JPZ, NHM
<i>T. sp. 33</i>	1046100	Coria, Cáceres, ESPAÑA	+	+	1F	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1046098	Coria, Cáceres, ESPAÑA	+	+	1F	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1046099	Coria, Cáceres, ESPAÑA	+	+	1M	Z,PG	CA, JPZ, NHM
<i>T. sp. 34 aff. elenae</i>	1046172	Cortijo de Tamburrero, Valle de la Serena, Badajoz, ESPAÑA	+	+	1M	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1046157	BA-136 km 12, Sancti-Spiritus, Badajoz, ESPAÑA	+	+	1M	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1046302	BA-136 km 12, Sancti-Spiritus, Badajoz, ESPAÑA	+	+	1M	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1046158	BA-136 km 12, Sancti-Spiritus, Badajoz, ESPAÑA	+	+	1M	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1046305	BA-136 km 12, Sancti-Spiritus, Badajoz, ESPAÑA	+	+	1F	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1046156	BA-136 km 12, Sancti-Spiritus, Badajoz, ESPAÑA	+	+	1M	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1046303	BA-136 km 12, Sancti-Spiritus, Badajoz, ESPAÑA	+	+	1M	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1046159	BA-136 km 12, Sancti-Spiritus, Badajoz, ESPAÑA	+	+	1F	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1046160	BA-136 km 12, Sancti-Spiritus, Badajoz, ESPAÑA	+	+	1F	Z,PG	CA, JPZ, NHM
<i>T. sp. 35</i>	1046210	Grimaldo 2.3km N, Cañaveral, Cáceres, ESPAÑA	+	+	1F	Z,PG	CA, JPZ, NHM
<i>T. sp. 36</i>	1424424	Arroyo de la Aliseda, Ventillas, Ciudad Real, ESPAÑA	+	+	1M	CA,Arr1	CA, JPZ, NHM
“	1424428	Arroyo de la Aliseda, Ventillas, Ciudad Real, ESPAÑA	+	+	1F	CA,Arr1	CA, JPZ, NHM
“	1424425	Arroyo de la Aliseda, Ventillas, Ciudad Real, ESPAÑA	+	+	1M	CA,Arr1	CA, JPZ, NHM
“	1424426	Arroyo de la Aliseda, Ventillas, Ciudad Real, ESPAÑA	+	+	1F	CA,Arr1	CA, JPZ, NHM
“	1424427	Arroyo de la Aliseda, Ventillas, Ciudad Real, ESPAÑA	+	+	1M	CA,Arr1	CA, JPZ, NHM
“	1424429	Arroyo de la Aliseda, Ventillas, Ciudad Real, ESPAÑA	+	+	1F	CA,Arr1	CA, JPZ, NHM
<i>T. sp. 37</i>	CA34	Larache, MARRUECOS	+	-	?	CA	CA, JPZ, NHM
“	CA35	Larache, MARRUECOS	+	-	?	CA	CA, JPZ, NHM
<i>T. sp. 38</i>	1424402	Santa Susana, 0.7 km SO, Alentejo, PORTUGAL	+	-	?	Z,PG	CA, JPZ, NHM
<i>T. sp. 39</i>	CA33	Santuario de Nuestra Señora de la Luz, Tarifa, Cádiz, ESPAÑA	+	-	?	CA,Arr1,JL	CA, JPZ, NHM
<i>T. sp. 40 aff. armata</i>	1042046	Arroyo de los Pajares, Llanos del Republicano, Cádiz, ESPAÑA	+	+	1M	CA,Arr1,Arr2	CA, JPZ, NHM
<i>T. sp. 41 aff. atienzai</i>	1046080	Regato de las Tomasas, Herrera de Alcántara, Cáceres, ESPAÑA	+	+	1M	Z,PG,CA,JL	CA, JPZ, NHM
“	1046084	Río Salor, 7.2 km NE, Membrío, Cáceres, ESPAÑA	+	+	1F	Z,PG,CA,JL	CA, JPZ, NHM
“	1046086	Río Salor, 7.2 km NE, Membrío, Cáceres, ESPAÑA	+	+	1M	Z,PG,CA,JL	CA, JPZ, NHM
“	1046117	Río Salor, 7.2 km NE, Membrío, Cáceres, ESPAÑA	+	+	1M	Z,PG,CA,JL	CA, JPZ, NHM
“	1046090	Valdencín 3.3km S, Torrejoncillo, Cáceres, ESPAÑA	+	+	1F	Z,PG,CA,JL	CA, JPZ, NHM
“	1046314	Río Salor, 7.2 km NE, Membrío, Cáceres, ESPAÑA	+	+	1M	Z,PG,CA,JL	CA, JPZ, NHM

Tabla II. Continuación.

Especie	Voucher	Localidad	Sec.	Morf.	nº de ejemplares estudiado	Recolectores	Coll.
“	1046206	Río Salor, 7.2 km NE, Membrío, Cáceres, ESPAÑA	+	+	1M	Z,PG,CA,JL	CA, JPZ, NHM
“	1046207	Río Salor, 7.2 km NE, Membrío, Cáceres, ESPAÑA	+	+	1F	Z,PG,CA,JL	CA, JPZ, NHM
“	1046085	Río Salor, 7.2 km NE, Membrío, Cáceres, ESPAÑA	-	+	1M	Z,PG,CA,JL	CA, JPZ, NHM
<i>T. sp. 42 aff. bazi</i>	CA55	Barranco de San Roque, Las Inviernas, Guadalajara, ESPAÑA	+	+	1F	CA,Arr1,JL	CA, JPZ, NHM
“	1046276	Barranco de San Roque, Las Inviernas, Guadalajara, ESPAÑA	+	+	1M	CA,JL	CA, JPZ, NHM
“	CA53	Barranco de San Roque, Las Inviernas, Guadalajara, ESPAÑA	+	+	1M	CA,Arr1,JL	CA, JPZ, NHM
“	1046275	Barranco de San Roque, Las Inviernas, Guadalajara, ESPAÑA	+	+	1M	CA,JL	CA, JPZ, NHM
“	1046278	Barranco de San Roque, Las Inviernas, Guadalajara, ESPAÑA	+	+	1F	CA,JL	CA, JPZ, NHM
“	1046277	Barranco de San Roque, Las Inviernas, Guadalajara, ESPAÑA	+	+	1F	CA,JL	CA, JPZ, NHM
“	1046304	Barranco de San Roque, Las Inviernas, Guadalajara, ESPAÑA	+	+	1M	CA,JL	CA, JPZ, NHM
“	1046274	Barranco de San Roque, Las Inviernas, Guadalajara, ESPAÑA	-	+	1M	CA,Arr1,JL	CA, JPZ, NHM
“	CA54	Barranco de San Roque, Las Inviernas, Guadalajara, ESPAÑA	-	+	1F	CA,Arr1,JL	CA, JPZ, NHM
<i>T. sp. 43 aff. peregrina</i>	1424476	Sierra de Guara, Casa de Estebañón, Abizanda, Huesca, ESPAÑA	+	+	1M	CA,Arr1,Arr2	CA, JPZ, NHM
“	1424483	Sierra de Guara, Río Formiga, Abizanda, Huesca, ESPAÑA	+	+	1M	CA,Arr1,Arr2	CA, JPZ, NHM
“	1424479	Sierra de Guara, Río Calcón, Abizanda, Huesca, ESPAÑA	+	+	1M	CA,Arr1,Arr2	CA, JPZ, NHM
“	1424477	Sierra de Guara, Casa de Estebañón, Abizanda, Huesca, ESPAÑA	+	+	1F	CA,Arr1,Arr2	CA, JPZ, NHM
“	1424482	Sierra de Guara, Río Formiga, Abizanda, Huesca, ESPAÑA	+	+	1F	CA,Arr1,Arr2	CA, JPZ, NHM
<i>T. sp. 44 aff. crespoid</i>	1424404	Montes de Cima, Algarve, PORTUGAL	+	+	1F	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1424405	Montes de Cima, Algarve, PORTUGAL	+	+	1M	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1424406	Montes de Cima, Algarve, PORTUGAL	+	+	1F	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1424403	Montes de Cima, Algarve, PORTUGAL	-	+	1M	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1424407	Río Mira, IC1, Alentejo, PORTUGAL	-	+	1F	Z,PG	CA, JPZ, NHM
<i>T. sp. 45 aff. quadridentata</i>	1424381	Alportel, Algarve, PORTUGAL	-	+	1M	Z,PG	CA, JPZ, NHM
“	1424382	Alportel, Algarve, PORTUGAL	-	+	1M	Z,PG	CA, JPZ, NHM
<i>T. sp. 46 aff. laurentii</i>	1046243	Los Lobos, Sierra Almagrera, Almeria, ESPAÑA	+	+	1M	CA,Arr1,JL	CA, JPZ, NHM
“	1046244	Los Lobos, Sierra Almagrera, Almeria, ESPAÑA	-	+	1F	CA,Arr1,JL	CA, JPZ, NHM
<i>T. sp. 47</i>	1046034	Ribera del Guadalquivir, Pedro Abad, Córdoba, ESPAÑA	-	+	1M	Z,PG,Gh	CA, JPZ, NHM

Apéndice II:

Suplementos de la Filogenia

II.I. LISTADO DE CARACTERES MORFOLÓGICOS EMPLEADOS EN LA MATRIZ

Caracteres morfológicos utilizados en los análisis filogenéticos. Todos los caracteres corresponden al imago. Los estados de carácter se ilustran en las Láminas I-XII (Apéndice II.IV) y en el Capítulo 3. La numeración de los caracteres sigue el orden en el que fueron observados durante su estudio, que no corresponde con el orden en el que se describen y presentan en los Capítulos 3 y 4.

Cabeza

1. **Mandíbula izquierda:** sin estructuras (0); con un diente terebral (1); con reborde cortante fuertemente marcado, proyectado en forma de “solapa” (2).
2. **Mandíbula derecha:** sin estructuras (0); con un diente terebral (1); con dos dientes terebrales (2); con reborde cortante (3); con ambos, diente terebral y reborde cortante (4).
3. **Forma de las mandíbulas:** normal (0); hipertrofiadas, robustas y angulosas, “en tenaza” (1); hipertrofiadas, suaves, curvadas y afiladas, “tipo *T. carinata*” (2).
4. **Abultamientos mandibulares:** ausentes (0); laterales (1); dorsales (2); ambos, laterales y dorsales (3).
5. **Dimorfismo sexual en mandíbulas:** ausente (0); presente (1).
6. **Lígula, lóbulo medio:** no proyectado (0); bajo, suavemente curvado (1); triangular (2); fuertemente proyectado (3); “tipo *Pseudanillus*” (4); “tipo *Geocharis*” (5).
7. **Lígula, paraglosas:** cortas (0); de tamaño medio (1); largas (2); “tipo *Geocharis*” (3); “tipo *Pseudanillus*” (4).
8. **Labro:** margen anterior recto (0); margen anterior suavemente escotado (1); margen anterior fuertemente escotado o bilobulado (2); margen anterior redondeado, suavemente curvado hacia afuera (3).
9. **Clípeo:** margen anterior recto (0); margen anterior arqueado, bajo (1); margen anterior arqueado, alto, muy curvado (2); margen anterior suavemente escotado, en “v” abierta (3); con diente medio (4); con una proyección triangular ancha (5); “trilobulado”, con una combinación de escotadura y diente medio bajo (6).
10. **Labio:** forma “normal”, la sutura lateral de los epilobios no alcanza el margen posterior (0); forma “normal”, la sutura lateral de los epilobios alcanza el margen posterior (1); epilobios afilados separados por un espacio intermedio muy ancho con un diente medio muy bajo o ausente (2); “tipo *Geocharis*” (3); “tipo *Pseudanillus*” (4).
11. **Gula:** ancha, aprox. el doble de larga que ancha, las suturas laterales son claramente visible y suavemente curvadas (0); estrecha, aprox. cuatro o cinco veces más larga que ancha, las suturas laterales son claramente visibles, subparalelas (1); difusa, suturas laterales sólo visibles en los extremos proximal y distal (2).
12. **Quetotaxia del prebasilar** (ver Lámina II): patrón A (0); patrón B (1); patrón C (2); otro patrón (3).
13. ***Pars stridens*:** ausente (0), presente, pero tenue (1); presente, bien desarrollado (2).
14. **Depresión semilunar:** ausente (0); leve (1); bien desarrollada (2); “doble” (combinación de una depresión y un saliente asociado) (3).
15. **Antenas, forma de los flagelómeros:** ovoides o redondeados (0); subcuadrados (1); reniformes (2).
16. **Antenas, longitud del pedúnculo del tercer antenómero:** corto (proporción “longitud del pedúnculo/longitud del cuerpo del antenómero” entre 0,4 – 0,69) (0); largo (proporción entre 0,7 – 0,9); muy largo (proporción > 0,9).
17. **Antenas, patrones de *sensilla coeloconica* en el antenómero 11°:** 3 anteriores y 1 posterior, en hilera (0); 2 anteriores y 1 posterior, en hilera (1); 1 anterior y 1 posterior, en hilera (2); 5, arracimadas (3); aprox. 6 en hilera, más 1 aislada (4); patrón en “t-invertida” (5).

Pronoto

18. **Forma del pronoto:** subcuadrado (0); subtrapezoidal (estrechado en la zona posterior) o subrectangular (1); rectangular, notablemente más largo que ancho (2); cordiforme (3).
19. **Margen anterior del pronoto:** suavemente curvado hacia dentro (0); recto (1); sinuoso (2).
20. **Margen posterior del pronoto:** sinuoso (0); recto (1); curvado hacia atrás (2).
21. **Hiato medial en el margen anterior:** ausente (0); presente (1).

22. **Crenulación del margen anterior:** ausente (0); leve, moderadamente marcada (1); bien desarrollada, fuertemente marcada (2).
23. **Dentículos posterolaterales (abundancia):** pocos (nunca más de tres) (0); muchos (más de tres) (1).
24. **Dentículos posterolaterales (desarrollo):** ausentes/apenas insinuados (0); definidos, pero romos y/o irregulares (1); fuertemente marcados, aspecto serrado (2).
25. **Prosterno:** sutura entre prosterno y proepisterno claramente visible (0); sutura entre prosterno y proepisterno ausente/completamente desvanecida (1).
26. **Apófisis prosternal:** redondeada, ensanchada distalmente (0); estrecha, no ensanchada, forma “de lengüeta” (1); “angulosa” (2).

Élitros

27. **Forma general de los élitros:** ovoides, anchos (0); estrechos, subparalelos (1).
28. **Órgano transversal escutelar:** margen recto (0); margen curvado o subtriangular (1); margen con una proyección espiniforme (2); margen festoneado (3); muy profundo o abierto, en forma de “D” (4); margen recto, muy estrecho lateralmente, “tipo *Geocharis*” (5); “tipo-*Pseudanillus*” (6).
29. **“Ojales” de los élitros:** ausentes (0); pequeños, atrofiados (1); bien desarrollados (2); formando una estructura transversal larga (3).
30. **Margen apical de los élitros. “Raíl”:** ausente (0); presente (1).
31. **Margen apical de los élitros. Dentículos asociados al final de la 7th estría:** ausentes (0); presentes (1).
32. **Margen apical de los élitros. Dentículos asociados a la sutura elitral:** ausentes (0); presentes, en forma de angulosidad más o menos triangular (1); presentes, en forma de dentículo apuntado (2).
33. **Margen apical de los élitros. Dentículos supernumerarios:** ausentes (0); presentes (1).
34. **Margen apical de los élitros. Microdentículos:** ausentes (0); presentes (1).
35. **Margen apical de los élitros:** redondeado (0); sinuoso (1).
36. **Poros elitrales en la region escutelar:** ausentes o apenas visibles (0); claramente visibles, bien desarrollados (1).
37. **Poros elitrales paralelos a la sutura elitral:** ausentes o apenas visibles (0); claramente visibles, bien desarrollados (1).
38. **Poros elitrales en el disco:** ausentes o apenas visibles (0); claramente visibles, bien desarrollados (1).
39. **Poros elitrales asociados a la 7th estría:** ausentes o apenas visibles (0); claramente visibles, bien desarrollados (1).
40. **Dentículos de los márgenes laterales:** levemente marcados o casi imperceptibles (0); bien definidos (1); fuertemente marcados, aspecto “serrado” (2); muy fuertemente marcados, “ganchudos” (3).
41. **Serie umbilicada, grupo anterior:** 4 setas (0); 3 setas (1).
42. **Serie umbilicada, grupo posterior:** 4 setas (0); 3 setas (1); 2 setas (2); 1 seta (3); 5 setas, patrones de otros Anillini (4).
43. **Par de setas escutelares:** indistinguible de la pubescencia circundante (0); bien diferenciado de la pubescencia circundante (1).
44. **Setas disciales:** ausentes (0); un par (1); tres pares (2); cuatro pares (3); “pseudodisciales”, alternancia de setas cortas y largas en la misma hilera de pubescencia, sin verdaderas disciales (4).
45. **Par de setas apicales:** indistinguible de la pubescencia circundante (0); bien diferenciado de la pubescencia circundante (1).
46. **Setas subapicales:** hilera de setas cortas, finas (0); par lateral largo, bien diferenciado de la pubescencia circundante (1); hilera de setas largas, finas (2).
47. **Pubescencia discal:** corta (0); larga (1).
48. **Surcos o “lunetas” apicales:** ausentes (0); presentes (1).

Abdomen

49. **Fosetas ventrales, primer ventrito de los machos:** ausentes (0); simple, leve (1); simple, profunda (2); doble, profunda (3); doble, profunda y con una cresta anterior rugosa (4).
50. **Fosetas ventrales, primer ventrito de las hembras:** ausentes (0); simple, leve (1); simple, profunda (2); doble, profunda (3); doble, profunda y con una cresta anterior rugosa (4).
51. **Fosetas ventrales, segundo y tercer ventrito de los machos:** ausentes (0); presentes (1).

52. **Fosetas ventrales, segundo y tercer ventrito de las hembras:** ausentes (0); presentes (1).
53. **Estructuras en el primer ventrito de los machos:** ausentes (0); tubérculo (1), carena (2).
54. **Cinturón abdominal:** ausente (0); difuso, margen irregular (1); completo (2).
55. **Muecas laterales en el ultimo ventrito:** ausentes (0); presentes (1).

56. **Dimorfismo sexual en el patron de quetotaxia del ultimo ventrito:** l-s-s-l-s-s/s-s-l-s-s-l (0); l-s-s-l-s-s/s-l-s-l-s-l-s-l (1); m-m-s-s-l-s-m/m-s-l-s-s-m-m (2).
57. **Espacio intermetacoxal:** no ensanchado (0); ancho (1).

Patatas

58. **Forma del profémur en machos:** normal (0); levemente anguloso (1); fuertemente anguloso (2); en forma “de maza” (3); margen interno con una proyección dentiforme (4).
59. **Forma del profémur en hembras:** normal (0); levemente anguloso (1); fuertemente anguloso (2); en forma “de maza” (3); margen interno con una proyección dentiforme (4).
60. **Forma del mesotrocánter en machos:** normal (0); dentado (1).
61. **Forma del mesofémur en machos:** normal (0); levemente anguloso (1); dentado (2).
62. **Forma del mesofémur en hembras:** normal (0); levemente anguloso (1); dentado (muy leve) (2).
63. **Forma de la mesotibia en machos:** normal (0); con una cresta de pequeños dentículos, numerosos (1); con dentículos grandes y bien desarrollados (2).
64. **Forma de la mesotibia en hembras:** normal (0); con una cresta de pequeños dentículos, numerosos (1); con dentículos grandes y bien desarrollados (2).
65. **Pelo mesotibial en machos:** ausente (0); corta/de tamaño medio (1); larga (2).
66. **Pelo metatibial en machos:** ausente (0); corta (1); de tamaño medio (2); larga (3).
67. **Forma del metatrocánter en machos:** redondeado (0); levemente anguloso (1); fuertemente anguloso, con vértices “dentiformes” (2).
68. **Forma del metatrocánter en hembras:** redondeado (0); levemente anguloso (1); fuertemente anguloso, con vértices “dentiformes” (2); alargado (3).

69. **Forma del metafémur en machos:** normal (0); levemente anguloso (1); fuertemente anguloso (2); margen interno con proyecciones dentiformes (3).
70. **Forma del metafémur en hembras:** normal (0); levemente anguloso (1); fuertemente anguloso (2); margen interno con proyecciones dentiformes (muy leves) (3).
71. **Forma de la metatibia en machos:** larga y esbelta, extremo distal apenas dilatado (0); normal, extremo distal ligeramente dilatado (1); normal, extremo distal fuertemente dilatado (2); extremo distal no dilatado (3); extremo distal dilatado y dentado (4); extremo distal fuertemente dilatado, la dilatación termina en un fuerte dentículo espiniforme (5).
72. **Forma de la metatibia en hembras:** larga y esbelta, extremo distal apenas dilatado (0); normal, extremo distal ligeramente dilatado (1); normal, extremo distal fuertemente dilatado (2); extremo distal no dilatado (3); extremo distal dilatado y dentado (4); extremo distal fuertemente dilatado, la dilatación termina en un fuerte dentículo espiniforme (5).
73. **Espolón metatibial (solo en machos):** ausente (0); presente (1).
74. **Textura del margen interno de los fémures:** liso, sin estructuras (0); rugoso, con microescultura escamosa (1); cubierto de pequeñas protuberancias o tubérculos (2).
75. **Uñas tarsales:** normales, sección transversal cilíndrica (0); aplanadas (1), dimórficas, en forma de gubia en hembras (2); sinuosas (3).
76. **Número de tarsómeros:** cinco (0); cuatro (1).

Genitalia masculina

77. **Forma del edeago (vista lateral):** falciforme, lámina media recta o suavemente curvada con una transición abrupta, angulosa entre la lámina media y el bulbo basal (0); falciforme, lámina media fuertemente curvada con una transición suave entre la lámina media y el bulbo basal (1); “tipo *T. monastica*” (2); sinuoso, recurvado (3); “tipo *T. carinata*” (4); falciforme, lámina media

recta y muy alargada (5); “tipo *T. paulinoi*” (6); otra morfología (7).

78. **Forma del edeago (vista dorsal):** más o menos recto (0); desviado (1).
79. **Ápice del edeago, lámina apical:** moderadamente proyectado, subtriangular romo (0); muy proyectado, subtriangular estrecho o digitiforme (1); ancho y redondeado (2); “tipo *T.*

- paulinoi*" (3); fuertemente recurvado, sinuoso (4); ancho y redondeado, con una proyección espiniforme (5).
80. **Parámero izquierdo:** subtriangular (0); subtriangular, estrechado distalmente (1); largo y delgado, recto (2); largo y hialino, dilatado distalmente (3); corto y robusto (4); largo y delgado, curvado (5).
81. **Parámero derecho:** subtriangular (0); subtriangular, estrechado distalmente (1); subtriangular, largo y delgado (2); corto y robusto (3); "tipo *Anillinus*" (4).
82. **Setas distales de los parámetros:** cortas (0); tamaño medio o largo (1); desiguales (una larga, una corta) (2); desiguales, una de ellas extremadamente alargada y en forma "de sable" (3).
83. **Patrones de los escleritos del endofalo:** espina en forma de "cabeza de flecha" (0); varillas delgadas, más o menos rectas (1); formas cortas e irregulares, en "M", "Z" o similares (2); piezas en forma de "τ" o "V" (3); varillas gruesas, ramificadas, con proyecciones laterales curvadas (4); en forma de "sillín de bicicleta" (5); difuso (6).
84. **Esclerito anular (IX esterno abdominal):** ápice proyectado, estrecho (0); ápice ancho y redondeado, no proyectado (1).

Genitalia femenina

85. **Forma de los gonocoxitos:** unguiformes (0); "semiunguiformes" o en forma de maza (1); tubulares cortos (2); tubulares largos (3).
86. **Seta lateral de los gonocoxitos:** ausente (0); localizada en la zona media del gonocoxito (1); localizada en la zona distal del gonocoxito (2); corta y muy gruesa, "tipo *Pseudanillus*" (3).
87. **Gonosubcoxitos:** redondeados (0); agudos, apuntados (1); fuertemente recurvados (2); abiertos (3); con una proyección distal "vermiforme" (4); con una proyección distal acodada (5).
88. **Conducto espermatecal:** grosor uniforme (0); gradualmente más grueso hacia la zona distal (1); con dos regiones bien diferenciadas: fina y gruesa (2).
89. **Conducto espermatecal:** corto (0); de tamaño medio o moderadamente larga (1); muy larga (2).
90. **Espermateca:** esferoidal (0); subesférica irregular (1); ovoide (2); reniforme o en forma de "cacahuete" (3); subcilíndrica (4); cilíndrica, muy alargada (5); larga, en forma de cinta, "tipo *Anillus*" (6).
91. **Terguito VIII, forma del margen posterior:** suave, redondeado (0); suave, subtriangular (1); festoneado, subtriangular (2).
92. **Apófisis laterales del terguito VIII:** cortas y delgadas (0); de tamaño medio, incluyendo formas robustas (1); largas y esbeltas (2); cortas y anchas, ensanchadas distalmente (3); de tamaño medio, ensanchadas distalmente (4); de tamaño medio, con un borde membranoso extendido a lo largo de la longitud de la proyección (5).

Caracteres excluidos

Se codificaron varios caracteres adicionales, con potencial utilidad taxonómica, que han resultado ser no informativos o proclives a un excesivo grado de homoplasia y han sido finalmente excluidos de la matriz de datos.

Patrón de quetotaxia del labro: cinco pares de setas (0); seis pares de setas (1).

Quetotaxia del labio: con cuatro setas posteriores cortas (0); con dos setas posteriores cortas (1); otro patrón (2).

Quetotaxia del clípeo: dos pares de setas (l-s) (0); tres pares de setas (l-s-s) (1).

Quetotaxia del pronoto, hilera anterior de setas largas: 4-5 pares (0); 5-7 pares (1); >7 pares (2).

Quetotaxia del pronoto, hilera posterior de setas largas: 2 pares (0); 3 pares (1); 4 pares (2); 3 pares (s-l-s) (3).

Quetotaxia del pronoto, hileras longitudinales de pubescencia: 4 o entre 4 y 5 pares (0); más de 5 pares (1); distribución irregular (2).

Fosetas dorsales: ausentes (0); depresiones leves (1); fosetas profundas (2).

Fosetas ventrales en el tercer ventrito de los machos: ausentes (0); presentes (1).

Fosetas ventrales en el tercer ventrito de las hembras: ausentes (0); presentes (1).

***Estructuras en el tercer ventrito de las hembras:** ausentes (0); tubérculo (1).

Forma del mesotrocáncer en hembras: normal (0); dentado (1).

Glándula espermatecal: corta (0); de tamaño medio (1); larga (2).

*Este carácter ha resultado no ser real. Se refiere al caso de *T. lunai*.

II.II. MATRIZ MORFOLÓGICA

Se presentan las matrices morfológicas utilizadas en este trabajo, mostrando los 92 caracteres morfológicos (27 binarios, 65 multiestado) codificados para 443 hologenóforos, 74 especies potenciales (entidades taxonómicas consensuadas a partir del análisis GMYC), 62 especies descritas y 8 *outgroups* (ver Capítulos 2 y 5).

Hologenóforos (con voucher)	1 0	2 0	3 0	4 0	5 0	6 0	7 0	8 0	9 0
<i>T. acutangula</i> 1046036	0300011010112200000011010010200010000003021000000-0-020000-00-0-000-1-5-020001000140-----								
<i>T. acutangula</i> 1046037	0300011001011220000001101001020001000000302100000-0-0-2000-0-0-0-0-1-5-200-----20021202								
<i>T. acutangula</i> 1046178	0300011001011220000101101001020001000000302100000-0-0-2000-0-0-0-0-1-5-200-----20021202								
<i>T. armata</i> 1046248	0200011001022200001011120010200000000001011000000-0-020002-01-0-010-1-1-000001000110-----								
<i>T. armata</i> 1046249	0200011001022200000101120010200000000001011000000-0-020002-01-0-010-1-1-000001000110-----								
<i>T. armata</i> 1046250	0200012001022200000001112001020000010000101100000-1-1-2000-2--1-0-1-0-1-1-000-----30021102								
<i>T. baeturica</i> 1046043	0100?313112221000010110000011211200000003011401100-0-021?10-00-0-000-0-1-000101011130-----								
<i>T. bazi</i> 1424374	0200?10000022200111211010010211000000001021301000-0-021?12-00-0-110-0-1-000000150120-----								
<i>T. bazi</i> 1424375	0200?10001022200111211010010211000000001021301000-0-021?1?-00-0-110-1-1-000000150120-----								
<i>T. bazi</i> 1424376	0200?10001022200110211010010211000000001021301000-0-021?12-00-0-110-1-1-000001050120-----								
<i>T. diecki</i> 1046241	0200000100021200211211000004210000000000011001000-0-021110-00-0-000-0-1-000000200110-----								
<i>T. diecki</i> 1046242	010000010002120021121100000421000000000001100100-0-0-2111-?-0-0-0-0-0-1-000-----31122205								
<i>T. diecki</i> 1424462	00000100020212002102010000142100000000010011011000-0-021110-00-0-000-0-1-000000200110-----								
<i>T. diecki</i> 1424463	0000010002021200211101000004210000000001001101100-0-0-2111-0-0-0-0-0-0-1-1-000-----31122205								
<i>T. diecki</i> 1424464	0100010002021200211201000004210000000000010011011000-0-021110-00-0-000-0-1-010000200110-----								
<i>T. diecki</i> 1424466	0100000000202120021110100000421000000000001001101100-0-0-2111-0-0-0-0-0-0-1-1-000-----31122205								
<i>T. diecki</i> 1424467	00000000020212002111010000042100000000000101101000-0-021110-00-0-000-0-1-000000200110-----								
<i>T. diecki</i> 1424468	0100000000202120021110100000????????????????????-0-0-2111-0-0-0-0-0-0-0-1-000-----31122205								
<i>T. diecki</i> 1424470	010000000020212002111010000042100000000000101101000-0-021110-00-0-000-0-1-000000200110-----								
<i>T. diecki</i> 1424471	0000000002021200211101000004210000000000010110100-0-0-2111-0-0-0-0-0-0-0-1-000-----31122205								
<i>T. diecki</i> 1424472	010000000020212002111010000042100000000000101101000-0-0-2111-0-0-0-0-0-0-0-1-000-----31122205								
<i>T. diecki</i> 1424480	010000000001120021120100000421000000000001100100-0-0-2111-0-0-0-0-0-0-0-1-000-----31122205								
<i>T. diecki</i> 1424481	01000000000021200211201000004210000000000011001000-0-021110-00-0-000-0-1-000000200110-----								
<i>T. diecki</i> CA41	0100000102021200211201000004210000000000011001000-0-021110-00-0-000-0-1-000000200110-----								
<i>T. diecki</i> CA42	010000010002120021120100000421000000000001100100-0-0-2111-0-0-0-0-0-0-0-1-000-----31122205								
<i>T. diecki</i> CA43	0000?00000002120021110100000421000000000001100100-0-0-2111-0-0-0-0-0-0-0-1-000-----31121205								
<i>T. diecki</i> CA44	0100?0010001120021021100000421000000000001100100-0-0-2111-0-0-0-0-0-0-0-1-000-----31122205								
<i>T. diecki</i> CA47	0100?100020212102112110000042110000000000011001000-0-021?10-00-0-000-0-1-000000200110-----								
<i>T. hiekei</i> 1046077	2000011040012210011020201001321100001001102000000-0-021110-???-?21-3-4-000030500131-----								
<i>T. hiekei</i> 1046078	200001104001221001020211001321100000001102000000-0-0-2111-0-0-2-00-0-0-2-100-----32121001								
<i>T. hiekei</i> 1046079	000001104010221001120211001321110000001102000000-0-0-2111-0-0-2-00-0-1-2-000-----32121001								
<i>T. josabaelae</i> CA3	0?0001010002120011110110010110000000000011201000-0-021110-00-0-100-1-1-000021130121-----								
<i>T. josabaelae</i> CA4	??00010100021200111101100101100000000001120100-0-0-2111-0-0-0-0-0-0-1-1-000-----01221001								
<i>T. lunai</i> 1046040	2000032100012201000012010110200100100001010201010-0-000204-00-0-210-1-0-000040243300-----								
<i>T. lunai</i> 1046041	200003210001220100001201011020010010000101020101-1-1-0020-0-0-0-0-1-0-1-0-000-----30121402								
<i>T. martini</i> 1046222	0400?11001022200002011010010200201000112011002000-0-020?00-00-0-000-1-1-021001001140-----								
<i>T. martini</i> CA21	0100?1100102220000001111001220020101011301101000?????????0-0-000-1-1-0200???????????????								
<i>T. martini</i> CA23	04000110010?2210002011110012200201010112011010000-0-020000-00-0-000-1-1-020001001140-----								
<i>T. martini</i> IBE_RA982	0400?11001022201000001120012200201000113011010000-0-020?00-00-0-000-1-2-021001000140-----								
<i>T. martini</i> IBE1189	04000110010222100000101100102200001011201101000-0-0-2000-0-0-0-0-1-1-2-000-----30021102								
<i>T. mixta</i> 1046044	01000320401012200?0101111001020001000000102100000-2-1-2000-0-0-0-0-1-0-1-2-200-----20121402								
<i>T. mixta</i> 1046045	01000320401012200000101100101200010000001021000000-0-020000-00-0-010-1-1-020000000130-----								
<i>T. mixta</i> 1046046	0100032041212200001011010010200010000001021000000-0-02000?-00-0-010-1-1-020000000130-----								
<i>T. mixta</i> 1046179	0100032040101220000010110010200010000001021000000-0-020000-00-0-010-1-1-020000000130-----								
<i>T. mixta</i> 1046180	0100032041212200000101101001020001000000102100000-0-020000-00-0-010-1-1-020000000130-----								
<i>T. mixta</i> 1046181	010003204001220000010102001020001000000102100000-2-1-2000-0-?-?-1-0-1-0-2-200-----20121402								
<i>T. mixta</i> 1046182	010003204010122000001011001020001000000102100000-2-1-2000-0-0-0-0-1-0-1-0-2-200-----20121401								
<i>T. mixta</i> 1046183	010003204010122000001011001020001000000102100000-2-1-2000-0-0-0-0-1-0-1-0-2-200-----20121402								
<i>T. monastica</i> IBE881	0100?1100102221211101101001021100000000020001100-2-0-2110-3--0-1-000-0-2-4-000-----01110403								
<i>T. monastica</i> IBE882	?????????????????1111111001011100000000020001100-0-121103-00-1-000-2-4-000020010120-----								
<i>T. outerelei</i> 1424394	02000100000222011121101001011000000000102140100-0-0-2111-0-0-01--0-0-3-000-----22421002								
<i>T. outerelei</i> 1424395	0200010000022201111201010010110000000001021401000-0-021110-00-0-110-0-3-0000001220120-----								
<i>T. outerelei</i> 1424396	02000100000222011121101001011000000000102140100-0-0-2111-0-0-011-0-0-3-000-----22421102								
<i>T. outerelei</i> 1424397	020001000002220111121010010110000000001021401000-0-021110-00-0-110-0-3-0000001220120-----								
<i>T. outerelei</i> 1424412	020001000002220111121010010110000000001021401000-0-021110-00-0-110-0-3-0000001220120-----								
<i>T. pacensis</i> 1046148	2200?110010221000001010100122000100000001021000000-0-020?00-00-0-000-0-1-000001000160-----								
<i>T. paulinoi</i> 1424408	?2?001100101220040001211011020001011001100030101-0-0-0020-0-0-0-0-0-0-0-0-000-----30121102								
<i>T. paulinoi</i> 1424409	2020011001012200400012110110200101100111000301010-0-000200-00-0-200-0-0-000061300300-----								
<i>T. paulinoi</i> 1424410	0120011001012200400012120110200101100111000301010-0-00020?-00-0-200-0-0-000061300300-----								
<i>T. paulinoi</i> 1424411	212001100101220040001212011020010110011100030101-0-0-0020-0-0-0-0-0-0-0-0-000-----30121102								
<i>T. peregrina</i> CA39	0400021001022312110201010010211000000001021001000-0-121103-00-1-000-3-4-000020010120-----								
<i>T. peregrina</i> CA40	040002100102131211020111001021100000000102100100-2-0-2110-0-0-0-0-0-2-1-000-----01111403								
<i>T. peregrina</i> CA45	040000111010223021021110010210000000001021001000-0-121103-00-1-000-3-4-000020011120-----								
<i>T. peregrina</i> CA46	0400021010222020102111001021000000000102100100-2-0-2110-0-0-1-0-0-3-1-000-----01111403								
<i>T. portilloi</i> 1046069	210012113012002121120000001011110001111012141110-3-0-2110-0-0-0-0-1-0-3-000-----21101401								
<i>T. portilloi</i> 1046070	210012213112012121120000001011110001111012141110-3-0-2110-0-0-0-0-1-0-3-000-----21101401								
<i>T. portilloi</i> 1046071	210212113012022121120000001011100011110121411100-0-021100-00-0-031-0-3-100010100050-----								
<i>T. portilloi</i> 1046201	2102121130120221211200000001011000011110121411100-0-021100-00-0-031-0-3-100010100150-----								

T. portilloi 1046202
T. portilloi 1046203
T. scrofa (Sillo)1046033
T. scrofa 1046030
T. scrofa 1046031
T. scrofa 1046032
T. scrofa 1046176
T. scrofa 1046177
T. scrofa 1046306
T. scrofa 1046307
T. silvanoides 1046245
T. silvanoides 1046246
T. silvanoides 1046247
T. tetramera 1046065
T. tetramera 1046066
T. tetramera 1046067
T. tetramera 1046068
T. tetramera 1046197
T. tetramera 1046198
T. tetramera 1046199
T. tetramera 1046200
T. toletana 1046279
T. toletana 1046280
T. toletana 1046281
T. toletana 1046282
T. toletana 1046283
T. toletana 1046284
T. wrasei 1046081
T. wrasei 1046082
T. wrasei 1046083
T. wrasei 1046204
T. wrasei 1046205
T. aff. wrasei 1046076
T. aff. wrasei 1046114
T. aff.toletana/gonzaloi IBE_RA983
T. aff.toletana/gonzaloi IBE_RA985
T. cf. crespoi 1424377
T. cf. crespoi 1424378
T. cf. crespoi 1424379
T. cf. crespoi 1424380
T. cf. crespoi 1424383
T. cf. crespoi 1424388
T. cf. crespoi 1424389
T. cf. crespoi 1424390
T. cf. crespoi 1424391
T. cf. crespoi 1424392
T. cf. crespoi 1424393
T. cf. deferreri 1041174
T. cf. deferreri 1041970
T. cf. deferreri 1424413
T. cf. deferreri 1424414
T. cf. elenae 1046038
T. cf. elenae 1046039
T. cf. elenae 1046042
T. cf. elenae 1046056
T. cf. elenae 1046057
T. cf. elenae 1046058
T. cf. elenae 1046059
T. cf. elenae 1046060
T. cf. elenae 1046061
T. cf. elenae 1046062
T. cf. elenae 1046063
T. cf. elenae 1046064
T. cf. elenae 1046170
T. cf. elenae 1046173
T. cf. elenae 1046174
T. cf. elenae 1046175
T. cf. elenae 1046191
T. cf. elenae 1046192
T. cf. elenae 1046193
T. cf. elenae 1046194
T. cf. elenae 1046195
T. cf. elenae 1046196
T. cf. elenae 1046312
T. cf. elenae 1046313
T. cf. elenae 1424398
T. cf. elenae 1424399
T. cf. elenae 1424400
T. cf. elenae 1424401
T. cf. estrellae 1046257
T. cf. estrellae 1046258
T. cf. estrellae CA11_F

000012213012012121120000001011110001111012141110-3-0-2110-0--0-0---1-0-3-000-----21101401
210012213012012121120000001011110001111012141110-3-0-2110-0--0-0---1-0-3-000-----31101401
0000?3101122221011121100001421120000000003110100-0-0-2110-0--0-0---0-0-2-001-----12321000
0000031001222210111211000014211200000000031101000-0-0-2110?-00-0-000-0-2-000100000120-----
0000031001222210111211000010211200000000031101000-0-0-21100-00-0-000-0-2-000100000120-----
00000311012?221011121100001421120000000003110100-0-0-2110-0--0-0---0-0-2-001-----12321000
0000031001222210111211000?14211200000000031101000-0-0-21100-00-0-000-0-2-000100000120-----
000003100122221011121100001421120000000003110100-0-0-2110-0--0-0---0-0-2-001-----12321000
0000031001222210111211000014211200000000031101000-0-0-21100-00-0-000-0-2-000100000120-----
000003100122221011121100001421120000000003110100-0-0-2110-0--0-0---0-0-2-001-----12321100
020001100102220000201111001020000000002001000000-0-020001-00-0-010-1-1-010001000110-----
020003100102220000201111001020000010000100100000-1-1-2000-1--0-0-1-0-1-1-000-----30021102
0200031001022200001011110010200000100001001000000-0-020001-00-0-010-1-1-010001000110-----
000001200222200011211001014111000000000031000000-0-011110-00-0-010-1-1-000101000130-----
0000012002222001112110010102110000000003100100-1-0-1111-0--0-0---0-0-1-021-----12321400
00000120022220011121100101421100000000003100100-1-0-1111-0--0-0---0-0-1-021-----12321400
00000120022220011121100101421100000000003100100-1-0-1111-0--0-0---0-0-1-021-----12321400
000001200222200111211001014211000000000031001000-0-011110-00-0-000-0-1-000101000130-----
000001200222200111211001014211000000000031001000-0-011110-00-0-000-0-1-000101000130-----
00000120022220011121100101421100000000003100100-1-0-1111-0--0-0---0-0-1-021-----12321400
000001200222200111211001014211000000000031001000-0-011110-00-0-000-0-1-000101000130-----
010000010102121011120100001?110000000000011201000-0-021111-00-0-010-1-1-000021130021-----
010000010102121011120100001?120000000000011201000-0-021111-00-0-010-1-1-000021130021-----
010000010102121011120100001?11000000000001120100-0-0-2111-1--0-0-1-0-0-1-000-----01221101
010000010102121011120100001?210000000000011201000-0-021111-00-0-010-1-1-000021130021-----
010000010102121011120100001?12000000000001120100-0-0-2111-1--0-0-1-0-0-1-000-----01221001
010000010102121011120100001?11000000000001120100-0-0-2111-1--0-0-1-0-0-1-000-----01221001
0000011041022210010002110010211200000011020000000-0-021110-12-2-121-3-4-000010100131-----
000001104102221001110211001321120000001102000000-1-0-2111-0--2-0-1-1-3-2-000-----32521021
2000011041022210011120212001021120000001102000000-1-0-2111-0--2-0-1-1-3-2-000-----32521021
200001104102221001020211001021120000001102000000-1-0-2111-0--2-0-1-1-3-2-000-----32521121
200001104102221001020211001021120001001102000000-1-0-2111-0--2-0-1-1-3-2-000-----32521121
2000?1104101221001120111001321120000001102000000-0-021?10-12-2-121-3-4-000010100131-----
2000?1104101221001020210001121110001001102000000-0-0-2111-0--0-2---0-0-2-000-----32121021
2100000000002121011121101001??
01000000000212101111101001??
0100011000220110210010000101021110000000002110000-0-0-1110-1--?--0-0-1-1-5-001-----22121505
210001100022011021021000001121100000000021100000-0-011100-00-0-000-1-5-000100000130-----
21000110002201102100100000112110000000002110000-0-011100-00-0-000-1-5-000100000130-----
020001203022011021001100101121110000000002010000-0-0-1110-0--0-0---0-0-1-5-001-----22121505
2200?120002201?0?1101000001121110000000002010000-0-0-1110-?-0-0-0---0-0-5-001-----2212?505
020001100022011021001000001011100000000020101000-0-011100-00-0-000-0-5-000100000130-----
01000121002201102112100000111110000000002010000-0-0-1110-0--0-0---0-0-5-001-----22121505
02000121002201102112100000111110000000002010000-0-0-1110-0--0-0---0-0-5-001-----22121505
0200011130220110211210000011211100000000020100000-0-011100-00-0-000-0-5-000100000130-----
0200?11030220110211010000011211100000000020100000-0-011?00-00-0-000-0-5-000100000130-----
0200?12030220110211010000011211100000000020101000-0-011?00-00-0-000-0-5-000100000130-----
000001100102220100101101001020000011011101100000-2-0-2000-0--0-0---0-0-1-1-000-----30021202
000001130102220100000110100112000000100001011000000-0-120001-00-0-010-1-1-020001000110-----
02000110010222000001101001120000001011001100000-2-0-2000-1--1-0--0-0-1-1-000-----30021202
0101011001022200102011010011200000010110011000000-0-120001-01-0-000-2-1-020001000110-----
010012211012022121120101001011120001111203111110-2-1-2110-0--0-0-1-1-1-3-100-----31122401
01001221101202212110101001011120001111203111110-2-1-2110-0--0-0-1-1-1-3-100-----?1122401
0111?222101202212110100101011100011112031111100-0-021100-??-?22-1-3-110010111150-----
210112211012022121120110010111000111103141110-2-0-2110-?-0-0-0---1-1-3-000-----31122?11
21111?21101202212112011001011100001111031411100-0-021100-00-0-022-2-3-120010111150-----
2111121101202212110100001011100011112031411000-0-021100-00-0-022-2-3-120010100050-----
01001211012022121120100001011120001111203141100-2-0-2110-0--0-0---1-1-3-100-----31122401
21111211012022121120100001011100011112031411000-0-021100-00-0-022-1-3-110010100150-----
2111122210120221211201000010111200011112031411000-0-021100-00-0-022-1-3-110010100150-----
21111221012022121120100001011100011112031411000-0-021100-00-0-022-1-3-110010100050-----
0100122110120221211201000010111000111103141100-2-0-2110-?-0-0-0---1-1-3-100-----31122401
01111222101202212112010000101110001111031411000-0-021100-00-0-022-2-3-110010111150-----
2111?2111012022021120100001011120001011103141100-3-0-21?0-0--0-0-1-1-0-3-100-----31122401
2102021010120121211201100101110001111203141100-3-0-2110-0--0-0-1-1-0-3-100-----31122401
2111021101120121211201100101110001111203141100-3-0-2110-0--0-0-1-1-0-3-100-----31122401
2113?211111202212112011001011110001111021411000-0-021?00-00-0-022-1-3-110010101150-----
21111221101202212112011001011100011112031411000-0-021100-00-0-022-2-3-110010101050-----
01001221101202212112010000101110001111203141100-2-0-2110-0--0-0-1-1-0-3-100-----31-22401
21111211012022121120100001011100011112031411000-0-021100-00-0-022-2-3-110010111150-----
210012100012022121120101001011120001111203141100-2-0-2110-0--0-0---1-1-3-100-----31122401
211112221012022121120100001011100011112031411000-0-021100-00-0-022-2-3-110010100050-----
010012201012022121120101001011100001111203141100-2-0-2110-0--0-0---1-1-3-100-----31122401
01001221112022121120100001011120001111203141100-2-0-2110-0--0-0---1-0-3-100-----31122401
210012101012022121120100001011120001111203141100-2-0-2110-0--0-0---1-1-3-100-----31122401
211112121012022121120101001011120001111203141100-0-021100-00-0-022-1-3-110010111050-----
01001212101201212112011001011110001111203141110-3-0-2110-0--0-0-1-1-3-100-----31122404
2?1112121012012121120110010111200011112031411000-0-021100-00-0-0?2-1-3-110010100051-----
01001212101201212112011001011120001111203141100-3-0-2110-0--0-0-1-1-1-3-100-----31122414
24131210511202212112011001011120001111021411100-0-021100-00-0-022-1-3-100010100150-----
2100121151120221211201100101110000111102141110-3-0-2110-0--0-0-1-1-1-3-000-----31122404
210012101012022121120110010111000111102141110-2-0-2110-0--0-0-1-1-1-3-000-----31122404

T. cf. estrellae CA11_M
T. cf. estrellae CA121
T. cf. estrellae CA66
T. cf. farinosae 1046149
T. cf. farinosae 1046150
T. cf. farinosae 1046151
T. cf. farinosae 1046152
T. cf. farinosae 1046153
T. cf. farinosae 1046299
T. cf. farinosae 1046300
T. cf. farinosae 1046301
T. cf. gonzaloi CA80
T. cf. gonzaloi CA81
T. cf. laurentii CA68
T. sp. 1 aff. armata 1041166
T. sp. 1 aff. armata 1041891
T. sp. 1 aff. armata 1041946
T. sp. 1 aff. armata 1041954
T. sp. 1 aff. armata 1041962
T. sp. 1 aff. armata 1041963
T. sp. 1 aff. armata 1041971
T. sp. 1 aff. armata 1041978
T. sp. 1 aff. armata 1046051
T. sp. 1 aff. armata 1046052
T. sp. 1 aff. armata 1046053
T. sp. 1 aff. armata 1046054
T. sp. 1 aff. armata 1046187
T. sp. 1 aff. armata 1046188
T. sp. 1 aff. armata 1046189
T. sp. 1 aff. armata 1046190
T. sp. 1 aff. armata 1046310
T. sp. 1 aff. armata 1046311
T. sp. 1 aff. armata 1424415
T. sp. 2 1046035
T. sp. 3 aff. baetica 1042236
T. sp. 3 aff. baetica 1046169
T. sp. 3 aff. baetica 1424416
T. sp. 4 aff. baetica 1046161
T. sp. 4 aff. baetica 1046162
T. sp. 4 aff. baetica 1046163
T. sp. 4 aff. baetica 1046164
T. sp. 4 aff. baetica 1046165
T. sp. 4 aff. baetica 1046166
T. sp. 4 aff. baetica 1046167
T. sp. 4 aff. baetica 1046168
T. sp. 4 aff. baetica 1046171
T. sp. 5 1046047
T. sp. 6 1046143
T. sp. 6 1046144
T. sp. 6 1046145
T. sp. 6 1046146
T. sp. 6 1046147
T. sp. 6 1046296
T. sp. 6 1046297
T. sp. 6 1046298
T. sp. 7 1046138
T. sp. 7 1046139
T. sp. 7 1046140
T. sp. 7 1046141
T. sp. 7 1046142
T. sp. 7 1046293
T. sp. 7 1046294
T. sp. 7 1046295
T. coenobita sp. 8 1046048
T. coenobita sp. 8 1046049
T. coenobita sp. 8 1046050
T. coenobita sp. 8 1046126
T. coenobita sp. 8 1046127
T. coenobita sp. 8 1046128
T. coenobita sp. 8 1046129
T. coenobita sp. 8 1046130
T. coenobita sp. 8 1046131
T. coenobita sp. 8 1046132
T. coenobita sp. 8 1046133
T. coenobita sp. 8 1046134
T. coenobita sp. 8 1046135
T. coenobita sp. 8 1046136
T. coenobita sp. 8 1046137
T. coenobita sp. 8 1046184
T. coenobita sp. 8 1046185
T. coenobita sp. 8 1046186
T. coenobita sp. 8 1046285

21111211201202212112011100111120001111021411100-0-021100-00-0-021-1-3-100010100150-----
241312105012022121120111001011110001112021411100-0-021100-00-0-022-1-3-100010111150-----
2110121151120?2121120011001011110001111202141110-3-0-2110-0--0-0---2-1-3-000-----31122404
2113121110120221211201010010111200011112011411100-0-021100-00-0-022-1-3-110010100151-----
2113121210120221211201110010111200011112011411100-0-021100-00-0-022-1-3-110010101151-----
2113121220120221211201110010111200011112011411100-0-021100-00-0-022-1-3-110010111151-----
210012121012012121120111001011120001111201141110-3-0-2110-0--0-0-1-1-0-3-100-----31122401
210012121112012121120112001011120001111201141110-3-0-2110-0--0-0-1-1-1-3-100-----31122401
2113121210120221211201110010111200011112011411100-0-021100-00-0-022-1-3-110010101050-----
210012121012012121120111001011120001111201141110-3-0-2110-0--0-0-1-1-1-3-100-----31122401
210012111112012121120111001011120001111201141110-3-0-2110-0--0-0-1-1-1-3-000-----31122401
0100?1010102120011020101001421000000000001120100-1-1-2111-0--0-0--0-1-1-000-----22421300
0100?101010212001102111010110000000000101130100-1-1-2111-0--0-01--0-1-1-000-----01221001
0300?1100102220000001101001220020100000102100000-0-0-2000-0--0-0--0-1-2-000-----3002?201
0100012011022200000101101001020000000000101101000-0-02000?-00-0-000-2-1-000001000110-----
010001100102220000001101001020000000000101101000-0-020002-00-0-010-2-1-000001000110-----
010001100102220000001101001020000000000101101000-1-1-2000-?-0-0-0--0-2-1-000-----30021102
010001100102220000001101001020000000000101101000-1-1-2000-2--0-0-0--0-2-1-000-----30021102
010001100102220000001101001020000000000101101000-1-1-2000-2--0-0-0-1-2-1-000-----30021102
01000110010222000000110100102000000000010110?000-0-020002-00-0-010-2-1-000001000110-----
010003100102220000201101001020000000000101101000-0-0-2000-2--0-0-0--0-2-1-100-----30?21102
0100031001022200000011010010200000100001011010000-0-020002-00-0-000-2-1-010001000110-----
01000320010222000000110100112000000000010110?000-0-020002-00-0-000-2-1-000001000110-----
210001200102220000001101001020000000000101101000-1-1-2000-2--0-0-0--0-2-1-000-----30021102
220001200102220000001101001020000000000101101000-1-0-2000-2--0-0-0--0-2-1-000-----30021102
?0001200102220000001101001020000000000101101000-1-1-2000-?-0-0-0--0-2-1-000-----30021102
020001200102220000001101001020000000000101101000-0-020002-?-?-?00-2-1-000001000110-----
010001200102220000001101001020000000000101101000-1-1-2000-1--0-0-0--0-2-1-100-----30021102
010001200102220000001101001020000000000101101000-0-020002-00-0-000-2-1-010001000110-----
020001200102220000001101001020000000000101101000-1-1-2000-2--0-0-0--0-2-1-100-----30021102
010001200101220000001101001020000000000101101000-0-020002-00-0-000-2-1-020001000110-----
020001200102220000001110010200000000001011010001-1-020000-00-0-000-2-1-020001000110-----
0100?12001022200000011010010200000000010110101000-0-020?00-01-0-000-1-2-020001000110-----
0000?1100101220000101101001020001000000101100000-0-0-2000-0--0-0-0--0-1-2-000-----30021002
0100?11000222200002011010010200010000001011000000-0-020?00-00-0-000-0-2-000001000140-----
2200?1100102220000011120010200010000002011000000-0-020?01-00-0-000-1-2-020001000140-----
0200?1130102220000201201001020001000001011010000-0-0-2000-0--0-0-1-1-0-1-1-000-----30021002
2200011001012201001011020010200010000002011000000-0-020000-00-0-000-0-1-020001000140-----
21000110010122000001011120010200010000002011000000-0-020000-00-0-000-1-1-010001000140-----
22000110010222000001011120010200010000002011000000-0-020000-00-0-000-1-1-020001000140-----
2200011001022200000101112001020001000000201100000-0-0-2000-0--0-0-0--0-0-1-200-----30021402
2200011001022200000101112001020001000000201100000-0-0-2000-0--0-0-0--0-1-1-200-----30021202
0200?110010122???01011120010200010000002011000000-0-020?00-00-0-000-1-2-010001000140-----
0200?11001022200002011120010200010000002011000000-0-020?00-00-0-000-1-2-020001000140-----
0000?11001022200102011120010200010000002011000000-0-020?00-00-0-000-1-2-000001000140-----
2102?110010222000000112001020001000000201100000-0-0-20?0-0--0-0-0--0-1-2-100-----30021202
0200?110010222000001011010011200101000002011002100-0-020?00-00-0-000-1-2-000000000110-----
220001130101210000101112001120000000000102100000-0-0-1000-0--0-0-0--0-0-1-000-----30021002
220001100101210000101112001120010000000102100000-0-0-1000-0--0-0-0--0-0-1-000-----30021002
22000110010121000010110100102000000000102100000-0-010000-00-0-000-0-1-000001000110-----
220001100101210000101101001020000000000102100000-0-010000-00-0-000-0-1-000001000110-----
220001100101210000101112001120000000000102100000-0-010000-00-0-000-0-1-000001000110-----
220001100101210000101112001020010000000102100000-0-010000-00-0-000-0-1-000001000110-----
220001100101210000101112001020010000000102100000-0-0-1000-0--0-0-0--0-0-1-000-----30021002
22000113010121000010111200102000000000102100000-0-0-1000-0--0-0-0--0-0-1-000-----3002?202
2200031001012200002011110011200000000001011002000-0-010000-00-0-000-1-1-000001000140-----
220003200101220000101110010200000000001011002000-0-010000-00-0-000-0-1-000001000140-----
2200032001012200001011110011200000000001011002000-0-010000-00-0-000-1-1-000001000140-----
220003130101220000101111001020000000001011002000-0-0-1000-0--0-0-0--0-1-1-000-----30021002
22000310010122000010111001120000000000021002000-0-010000-00-0-000-1-1-000001000140-----
22000310010122000010111001120000000000021002000-0-010000-00-0-000-1-1-000001000130-----
010001130101220000101100001120000000000021002000-0-010000-00-0-000-1-1-000001000130-----
010001100101220000001100001120000000000021002000-0-010000-00-0-000-1-1-000001000130-----
220003100101220000201111001120000000000011002000-0-010000-00-0-010-1-1-000001011140-----
220001100101220000201101001120000000000011002000-0-010000-00-0-010-1-1-000001000140-----
220003100101220000201101001120000000000011002000-0-010000-00-0-010-1-1-000001000140-----
22000310010122000000110100112000000000001100200-0-0-2000-0--0-0-1-0-1-1-000-----20021002
22000310010122000010110100112000000000001100200-0-0-1000-0--0-0-0--0-1-1-000-----20-21002
220001130101220000101101001120000000000021002000-0-010000-00-0-000-0-1-000001000140-----
220003100101220000101101001120000000000021002000-0-010000-00-0-000-1-1-000001000140-----
220003200101220000101101001120000000000021002000-0-010000-00-0-000-1-1-000001000140-----
22000310010122000010110100112000000000002100200-0-0-1000-0--0-0-0--0-1-1-000-----30021202
2200031001012200001011100102000000000002100200-0-0-1000-0--0-0-0--0-1-1-000-----30021202
2200?130101220000101101001120000000000002100200-0-0-1000-0--0-0-0--0-1-1-000-----30021202
2200?113010122000020110100102000000000002100200-0-0-2000-0--0-0-0--0-0-1-000-----30021002
020001100101220000101100001120000000000021002000-0-010000-00-0-000-1-1-010001000130-----
020001100101220000101100001120010000000002100200-0-0-1000-0--0-0-0--0-1-1-000-----3002202
020001100101220000101100001120010000000002100200-0-0-1000-0--0-0-0--0-1-1-100-----30020002
220003100101220000001101001120000000000011002000-0-010000-00-0-010-1-1-000001000140-----

T. coenobita sp. 8 1046286
T. coenobita sp. 8 1046287
T. coenobita sp. 8 1046288
T. coenobita sp. 8 1046289
T. coenobita sp. 8 1046290
T. coenobita sp. 8 1046291
T. coenobita sp. 8 1046292
T. coenobita sp. 8 1046308
T. coenobita sp. 8 1046309
T. daemoniaca sp. 9 1042187
T. daemoniaca sp. 9 1042195
T. daemoniaca sp. 9 1042203
T. daemoniaca sp. 9 1042266
T. sp. 10 1046055
T. sp. 11 1042245
T. sp. 11 1042253
T. sp. 11 1042261
T. sp. 12 1424421
T. sp. 12 1424422
T. sp. 12 1424423
T. sp. 13 1424417
T. sp. 13 1424418
T. sp. 13 1424419
T. sp. 13 1424420
T. sp. 14 1042212
T. sp. 14 1046256
T. sp. 14 CA1
T. sp. 14 CA25
T. sp. 14 T2
T. sp. 15 *aff. gonzaloi* 1046111
T. sp. 15 *aff. gonzaloi* IBE_RA986
T. sp. 15 *aff. gonzaloi* IBE_RA987
T. sp. 15 *aff. gonzaloi* IBE_RA988
T. sp. 15 *aff. gonzaloi* 1046231
T. sp. 15 *aff. gonzaloi* 1046232
T. sp. 15 *aff. gonzaloi* 1046233
T. sp. 15 *aff. gonzaloi* 1046234
T. sp. 15 *aff. gonzaloi* 1046235
T. sp. 15 *aff. gonzaloi* 1046269
T. sp. 15 *aff. gonzaloi* 1046270
T. sp. 15 *aff. gonzaloi* 1046271
T. sp. 15 *aff. gonzaloi* 1046272
T. sp. 15 *aff. gonzaloi* 1046273
T. sp. 16 *aff. toletana* 1046226
T. sp. 16 *aff. toletana* 1046227
T. sp. 16 *aff. toletana* 1046228
T. sp. 16 *aff. toletana* 1046229
T. sp. 16 *aff. toletana* 1046230
T. sp. 16 *aff. toletana* IBE_RA984
T. sp. 17 *aff. toletana* 1046251
T. sp. 17 *aff. toletana* 1046252
T. sp. 17 *aff. toletana* 1046253
T. sp. 17 *aff. toletana* 1046254
T. sp. 17 *aff. toletana* 1046255
T. sp. 17 *aff. toletana* CA14
T. sp. 18 *aff. toletana* 1046236
T. sp. 18 *aff. toletana* 1046237
T. sp. 18 *aff. toletana* 1046238
T. sp. 18 *aff. toletana* 1046239
T. sp. 18 *aff. toletana* 1046240
T. sp. 18 *aff. toletana* 1046259
T. sp. 18 *aff. toletana* 1046260
T. sp. 18 *aff. toletana* 1046261
T. sp. 18 *aff. toletana* 1046262
T. sp. 18 *aff. toletana* 1046263
T. sp. 19 *aff. toletana* 1046108
T. sp. 19 *aff. toletana* 1046109
T. sp. 19 *aff. toletana* 1046110
T. sp. 19 *aff. toletana* 1046216
T. sp. 19 *aff. toletana* 1046217
T. sp. 19 *aff. toletana* 1046218
T. sp. 19 *aff. toletana* 1046219
T. sp. 19 *aff. toletana* 1046220
T. sp. 19 *aff. toletana* 1046221
T. sp. 19 *aff. toletana* 1046223
T. sp. 19 *aff. toletana* 1046224
T. sp. 19 *aff. toletana* 1046264
T. sp. 19 *aff. toletana* 1046265
T. sp. 19 *aff. toletana* 1046266
T. sp. 19 *aff. toletana* 1046267
T. sp. 19 *aff. toletana* 1046268

22000110010122000010111010011200000000000011002000-0-010000-00-0-010-1-1-000001011140-----
2200032001012200001011101001120000000000001100200-0-0-1000-0--0-0--0-1-1-000-----20021002
2200011001012200001011101001120000000000001100200-0-0-1000-0--0-0--0-1-1-000-----20021002
220001100101220000101111001120000000000001100200-0-0-1000-0--0-0--0-2-1-000-----??????02
22000310010122000010111010011200000000000021002000-0-010000-00-0-000-1-1-000001000140-----
2200031301012200001011101001?200000000000021002000-0-010000-00-0-000-1-1-000001000140-----
0300011301012200001011101001020000000000002100200-0-0-1000-0--0-0--0-0-1-000-----?021202
020001100101220000001101001120000000000002100200-0-0-1001-0--0-0--?-?-?-100-----30020002
0200011001012200001011100001120000000000002100200-0-0-1000-0--0-0--0-1-1-000-----30020002
0100032000222210111111010014211200000001031101000-0-021110-00-0-000-1-1-010100000120-----
010001110022221011111111001421120000000103110100-1-0-2111-0--0-0--0-1-1-101-----3202?405
0100011101222210111111010014211200000001031101000-0-021110-00-0-000-1-1-010100000120-----
0100011001222210111111010014211200000001031101000-0-021110-00-0-000-1-1-010100000120-----
0100?11100221210211111000014111000000000031001000-0-021?10-00-0-000-0-1-000100043210-----
010003100222?210111211001014110000000001021001000-0-011110-00-0-000-0-1-000100043130-----
0100031002220210111111001014110000000001021001000-0-011110-00-0-000-0-1-000100043130-----
01000?0022202101111100101421000000000102100100-0-0-1111-0--0-0--0-0-1-001-----32002405
010001110222120021121000001411100000000031001000-0-0-2111-0--0-0--0-0-1-001-----32022405
010001100222220021011100001411100000000031001000-0-0-2111-0--0-0--0-1-1-001-----32022405
01000110222120021121000001411100000000031001000-0-021110-00-0-000-1-1-000100000120-----
01000111022212002112100000141110000000003100100-0-0-2111-0--0-0--0-0-1-001-----32022405
010001100222220021001101001411100000000031001000-0-021110-00-0-000-1-1-000100043110-----
010001100222220021011100001411100000000031001000-0-021110-00-0-000-1-1-000100043140-----
010001100222220021011100001411100000000031001000-0-0-2111-0--0-0--0-1-1-001-----32022405
0100011022220021011100001411100000000031001000-0-021110-00-0-000-1-1-000100043110-----
0100?11100222210211111000014211000000000103110100-0-0-2111-0--0-0--0-1-1-001-----32020405
0200?1200222210211111101001411200000000031040100-0-0-21?1-0--0-0--0-0-1-001-----31021201
0100?110012222102110100100141111000000001031001000-0-021?00-00-0-000-2-1-000100043110-----
0100?1110022221021101001001??01????????????????
0100?1100022221021111001001411110000000103100100-0-0-2110-0--0-0--0-2-1-001-----3202?405
2200?000000222???1120101001411000000000010201001-0-021?1?-00-?-?00-1-1-00?00051120-----
010000000102121011121010014210000000001010?0100-1-0-2111-0--0-01--0-1-1-010-----21421000
0200000101021211111211010014210000000001010201001-0-021110-00-0-110-1-2-000001050120-----
010000010002121111111101001421000000000101020100-1-0-2111-?-0-0-011-0-1-2-000-----21421000
010001010002221011120101001421100000000001120100-2-0-2111-1--0-011-0-1-1-000-----21421000
010000010002221011120111001421100000000001120100-2-0-2111-0--0-011-0-1-1-000-----21421000
01000000002221011101110014211000000000011201001-0-021110-00-0-110-1-1-000001022120-----
020000010002221011110110014211000000000011201001-0-021110-00-0-110-1-1-000001022120-----
02000000000222101112010100142100000000001120100-2-0-2111-0--0-011-0-1-1-000-----21421000
010000000102221111120101001421000000000011201001-1-021111-00-0-010-1-1-000000050120-----
0200000000222111120111001421000000000011201001-1-021111-00-0-010-1-1-000000050120-----
020001000102221111120111001421000000000011201001-1-02111?-?-?-?10-1-1-000000050120-----
020000000102221111120111001411000000000001120100-1-0-2111-0--0-0-1-0-1-1-000-----21421100
0200000000022211111011100142100000000001120100-1-0-2111-1--0-0-1-0-1-1-000-----21421000
010000000002221011120100001011100000000011201000-0-021111-00-0-010-1-1-000021121121-----
010000000002221011120100001011100000000011201000-0-021111-00-0-010-1-1-000021121121-----
010000000002221011121100001011100000000011201000-0-021111-00-0-010-1-1-000021121121-----
01000000000222101112110000101110000000001120100-0-0-2111-1--0-0-1-0-1-1-000-----01221201
01000000000222101112110000101100000000001120100-0-0-2111-1--0-0-1-0-1-1-000-----01221201
01000000000212101112110101011000000000101120100-0-0-2111-1--0-0--0-1-?-000-----01221001
010000000102121011020100001421000000000021201000-0-021111-00-0-010-1-1-000001130121-----
01000000000212101112010000142100000000002120100-1-0-2111-1--0-0-1-0-1-1-000-----01221001
01000001000212101100010000102100000000002120100-0-0-2111-1--0-0-1-0-1-1-000-----01221001
010000000102121011021100001021000000000021301000-0-021111-00-0-010-1-1-000001130121-----
01000000010212101112010000102100000000002130100-0-0-2111-1--0-0-1-0-1-1-000-----????????
0100?100000212101112010100102100000000010212??000-0-021?10-00-0-100-1-2-000001130121-----
010001000102221011121100001021000000000011201000-0-021110-00-0-110-1-1-000001030020-----
01000100000222101102110000102100000000011201001-0-021110-00-0-110-1-1-000001030020-----
010001000002221011121100001011000000000011201001-0-021110-00-0-110-1-1-000001030020-----
010001010002221011120100001011000000000011201000-0-021111-00-0-010-1-1-000001030020-----
01000100010222101112110000101100000000001120100-1-0-2111-1--0-011-0-1-1-000-----01221201
0100010101021210111211000010210000000001011201000-0-021110-00-0-010-1-1-000001030020-----
010001010102121011111000014210000000001011201000-0-021110-00-0-010-1-1-000001030020-----
010000010102121011021100001021000000000101120100-1-0-2111-0--0-0-1-0-1-1-000-----01221001
0100010101021210110211000010210000000001011201000-0-021111-00-0-010-1-1-000021030020-----
01000101000212101112110000102100000000001120100-1-0-2111-1--0-0-1-0-1-1-000-----01221001
010000000102220011000100001021000000000011301000-0-021110-00-0-010-1-1-0000011?0120-----
03000000010222001112110000102100000000001130100-0-0-2111-0--0-0-1-0-1-1-000-----01221001
010000000002220011000100001021000000000011201000-0-021110-00-0-010-1-1-000001030120-----
010001000102220011001100001021000000000011201000-0-021110-00-0-010-1-1-000001030120-----
010000000002220011000100001021000000000011201000-0-021110-00-0-010-1-1-000001030120-----
01000001000222001020100001021000000000011201000-0-021110-00-0-010-1-1-000001030120-----
01000001000222001100110000102100000000001120100-0-0-2111-0--0-0-1-0-1-1-000-----01211001
0100000000022200110?10?0?001021000000000001120100-0-0-2111-1--0-0-1-0-1-1-000-----01211001
0100010000022200111001000010210000000001120100-0-0-2111-0--0-0-1-0-1-1-000-----01211001
210000000002221011121101001021100000000011201001-0-021110-00-0-010-1-1-000001030020-----
21000000000222101112010000101110000000001120100-0-0-2111-1--0-0--0-1-1-000-----01221101
21000000000222101112110000101110000000001120100-0-0-2111-1--0-0--0-1-1-000-----01221101
010001010102121011020100001421000000000011201000-0-021110-00-0-010-1-1-000001030020-----
2100000100021210110201000010211000000000011201000-0-021111-00-0-010-1-1-000001030020-----
01000101010212101102010000142100000000001120100-1-0-21111-00-0-010-1-1-000001030020-----
01000101010212101100010000142100000000001120100-1-1-2111-1--0-0--0-1-1-000-----01221001
01000101010212101102010000142100000000001120100-1-1-2111-1--0-0--0-1-1-000-----01221001

T. sp. 19 aff. toletana 1424430
T. sp. 19 aff. toletana 1424431
T. sp. 19 aff. toletana 1424432
T. sp. 19 aff. toletana 1424433
T. sp. 19 aff. toletana 1424434
T. sp. 19 aff. toletana 1424435
T. sp. 19 aff. toletana 1424436
T. sp. 19 aff. toletana 1424437
T. sp. 19 aff. toletana 1424438
T. sp. 19 aff. toletana 1424439
T. sp. 19 aff. toletana 1424440
T. sp. 19 aff. toletana 1424441
T. sp. 19 aff. toletana 1424442
T. sp. 19 aff. toletana 1424443
T. sp. 19 aff. toletana 1424444
T. sp. 19 aff. toletana 1424445
T. sp. 19 aff. toletana 1424446
T. sp. 19 aff. toletana 1424447
T. sp. 19 aff. toletana 1424448
T. sp. 19 aff. toletana 1424449
T. sp. 19 aff. toletana 1424450
T. sp. 19 aff. toletana 1424451
T. sp. 19 aff. toletana 1424452
T. sp. 19 aff. toletana IBE_RA989
T. sp. 19 aff. toletana IBE_RA990
T. sp. 19 aff. toletana IBE_RA991
T. sp. 19 aff. toletana IBE_RA992
T. sp. 20 CA10
T. sp. 20 IBE1186
T. sp. 21 1041993
T. sp. 21 1042001
T. sp. 21 1042009
T. sp. 21 1042017
T. sp. 21 1042025
T. sp. 21 1042183
T. sp. 21 1042191
T. sp. 21 1042199
T. sp. 21 1046125
T. sp. 21 CA38_M
T. sp. 21 CA38_F
T. amara sp. 22 1424384
T. amara sp. 22 1424385
T. amara sp. 22 1424386
T. amara sp. 22 1424387
T. sp. 23 aff. belenae 1046091
T. sp. 23 aff. belenae 1046092
T. sp. 24 aff. bullaquensis 1046093
T. sp. 24 aff. bullaquensis 1046094
T. sp. 25 1046073
T. sp. 25 1046074
T. sp. 25 1046075
T. sp. 26 1046095
T. sp. 27 1046096
T. sp. 27 1046097
T. sp. 27 1046211
T. sp. 27 1046212
T. sp. 28 1046087
T. sp. 28 1046088
T. sp. 28 1046089
T. sp. 28 1046208
T. sp. 28 1046209
T. sp. 28 1046315
T. sp. 29 1046101
T. sp. 29 1046102
T. sp. 30 1046105
T. sp. 30 1046106
T. sp. 30 1046107
T. sp. 30 1046214
T. sp. 30 1046215
T. sp. 30 1046316
T. sp. 30 1046317
T. sp. 31 1046154
T. sp. 31 1046155
T. sp. 32 aff. carpetana 1046103
T. sp. 32 aff. carpetana 1046104
T. sp. 32 aff. carpetana 1046213
T. sp. 33 1046098
T. sp. 33 1046099
T. sp. 33 1046100
T. sp. 34 aff. elenae 1046156
T. sp. 34 aff. elenae 1046157
T. sp. 34 aff. elenae 1046158

0100?1010002120011021100001011100000000101120100-0-0-2111-0--0-0--0-1-1-000-----01221001
0100?1010101021200110200000010111000000001011201000-0-0-211?10-00-0-110-1-1-000001130120-----
0100?101010102121011020000001011100000000011201000-0-0-21?10-00-0-010-1-1-000001030120-----
0100010101021200111101000010210000000000011201000-0-0-21111-00-0-110-1-1-000001130120-----
010001010102120011121101001021000000000001120100-0-0-2111-1--0-011-0-1-1-000-----01221001
010001010102120011021101001021000000000001120100-1-0-2111-1--0-011-0-1-1-000-----01221001
0100010101021200110211000010210000000000011201000-0-0-21111-00-0-110-1-1-000001130120-----
0100000101021200111201000010210000000000011201000-0-0-21110-00-0-110-1-1-000001130120-----
010000010102120011121100001021000000000001120100-1-0-2111-0--0-011-0-1-1-000-----01221001
0100000101021200110211000010210000000000011201000-0-0-21110-00-0-110-1-1-000001130120-----
0100000101021200111211000010210000000000011201000-0-0-21111-00-0-110-1-1-000001130120-----
010001000102120011120100001021000000000001120100-0-0-2111-?-0-011-0-1-1-000-----01221001
010001010102120011020100001021000000000001120100-1-0-2111-1--0-011-0-1-1-000-----01221001
010001010102120011020100001021000000000001120100-1-0-2111-0--0-011-0-1-1-000-----01221001
0100010000021200110201000010210000000000011201000-0-0-21110-00-0-110-1-1-000001030120-----
010001010102120011020100001021000000000001120100-1-0-2111-0--0-011-0-1-1-000-----01221001
0100010001021200111111000010210000000000011201000-0-0-21110-00-0-110-1-1-000001130120-----
0100?1010102120011121101001021000000000001120100-0-0-2111-1--0-011-0-1-1-000-----01221001
0100?1010002120011020100001021000000000001120100-0-0-2111-1--0-011-0-1-1-000-----01221001
0100010100021200110201010010210000000001011201000-0-0-21111-00-0-110-1-1-000001130120-----
010001010102120011121100001021000000000101120100-1-0-2111-1--0-011-0-1-1-000-----01221001
010000010102121011121100001421100000000101120100-1-0-2111-0--0-0--0-1-1-000-----01221001
0100000101021210112211000014210000000001011201000-0-0-21110-00-0-110-1-1-000000030020-----
010000010102221011121100001011100000000101120100-0-0-2111-0--0-011-0-1-2-000-----01221001
0100000101022210112211000014110000000001011201000-0-0-21110-00-0-110-1-2-000001030020-----
2100?210101?01212112111001011120001111202141110-3-0-2110-0--0-0-1-1-1-3-000-----31122404
21111211201202202120111001011120001111021411100-0-0-21100-00-0-021-1-3-100010110050-----
211112115112022121120100001011100001111021011000-0-0-21100-00-0-022-0-3-100011100150-----
211112115012022121110100??1011100001111021011000-0-0-21100-00-0-022-0-3-100010100150-----
2100121050120221211211000010011000010111021011100-0-0-21100-00-0-022-0-3-100010100150-----
21001211501202212112110000101110000111102101110-2-0-2110-0--0-0-1-1-1-3-000-----31122404
241112105012022121110100001021100001111021011100-0-0-21100-00-0-022-0-3-100010100150-----
0100011150120221211110000101110000111102141100-2-0-2110-0--0-0-1-1-0-3-000-----31122404
01000210501202212102011000101110001111021411000-0-0-21100-00-0-021-0-3-100010000150-----
21000210501202212111010000102111000111102141100-2-0-2110-0--0-0-1-1-0-3-000-----31122404
2102?2105112022121120100001011100001111021411100-0-0-21?00-00-0-032-0-3-100010000150-----
11111211501202202120011001011100001111021411100-0-0-21100-00-0-021-1-3-100010100150-----
2100121150120220212001100101110000111102141110-2-0-2110-0--0-0-1-1-1-3-000-----31122411
01001211201201202112010000101112000111102141100-4-0-2110-0--0-0--1-?-?-000-----31122401
01001211201201202112010000101112000111102141100-4-0-2110-0--0-0--1-0-3-000-----31122401
04001211201201202112010000101112000111102141100-4-0-2110-0--0-0--1-1-3-000-----31122401
241112112012012021120100001011110001111021411000-0-0-21100-00-0-022-1-3-100010100150-----
24111211212022121120012001111120001111021411100-0-0-21100-00-0-011-1-3-100010111150-----
0?031210111202212112001200101112000111102141110-2-0-2110-0--0-0-1-1-1-3-000-----31122411
210002115112022021120000001011120001111021411100-0-0-21100-00-0-011-1-3-100010100050-----
21000211511202202112000100101110000111102141110-3-0-2110-0--0-0-1-1-1-3-000-----31122201
21001210501202212112000100101110000111113141110-3-0-2110-0--0-0-1-1-0-3-000-----31121401
2?111210501202212112000100111100001111131411100-0-0-21100-00-0-022-0-3-100010100150-----
211112105012022121120000001011110001111131411100-0-0-21100-00-0-022-0-3-100010111150-----
21021211511202202112011100101112000111102141110-2-0-2110-0--0-0-1-1-1-1-000-----31122404
2100?2101010202202112001100111112000111102141110-3-0-2110-0--?-?-?-?-?-?-000-----31121401
2100?210111202202112001200101112000111102141110-3-0-2110-0--0-0-1-1-1-3-000-----31122404
2100?21010102022021120012001011120001111011411100-3-0-2110-0--0-0-1-1-1-3-000-----31122404
2100?2101010202202112011200101112000111102141100-3-0-2110-0--0-0--1-1-3-000-----31121414
21021210111202202112011100101110000111102141110-2-0-2110-0--0-0-1-1-1-3-000-----31122414
241312102111022021120111001011120001111021411100-0-0-21100-00-0-021-0-3-100011111050-----
241311112112022021120111001011120001111021411100-0-0-21100-00-0-021-0-3-100011111050-----
241311102112022021120111001011120001111021411100-0-0-21100-00-0-021-0-3-10001111150-----
21001210111202202112011100101112000111102141110-2-0-2110-0--0-0-1-1-1-3-000-----31122404
21001210111202202112011100101112000111102141110-2-0-2110-0--0-0-1-1-0-3-000-----31122404
2211?2102012022021120101001011120001111021411000-0-0-21?00-00-0-022-0-3-100011111150-----
2213?2102012022021120110001011120001111021411000-0-0-21?00-00-0-022-0-3-100011111150-----
21021210211202202112011200101111000111102141100-2-0-2110-----1-1-1-3-000-----31121401
241312102012022021120111001011110001111021411000-0-0-21100-00-0-011-0-3-100010411150-----
2100?210111202202112011100101111000111102141100-2-0-21?0-0--0-0-1-1-1-3-000-----31121401
241312102012022021120111001011110001111021411000-0-0-21100-00-0-011-0-3-100010411150-----
21001210111202202112011100101110000111202141100-2-0-2110-0--0-0-1-1-1-3-000-----31121401
241312102012022021120112001011120001111021411000-0-0-21100-00-0-011-0-3-100010411050-----
241312102012022021120111000111120001111021411000-0-0-21100-00-0-011-0-3-100010400150-----
210012105112012121120112001011100000111102141110-3-0-2110-0--0-0-1-1-1-3-000-----31122401
2111121051120220211201010010111000010111021411100-0-0-21100-00-0-032-1-3-100010400150-----
210002115012022021120100001011100001111021411100-0-0-21100-00-0-132-0-3-100010011150-----
210001111112022021120100001011120001111012141100-3-0-2110-0--0-0-1-1-1-3-000-----21122401
01000211111202202112010000101112000111102141100-3-0-2110-0--0-0-1-1-1-3-000-----21122401
21000211511202202112010001011120001111002141110-2-0-2110-0--0-0-1-1-1-3-000-----31122400
2100021150120220211101000010111000011110021411100-0-0-21100-00-0-121-0-3-100010000250-----
210002115112022021120100001011120001111002141110-2-0-2110-0--0-01--1-1-3-000-----31122400
211312121112022121121100010111000010111031411100-0-0-21100-00-0-022-1-3-110010111051-----
2113121211120221211201100010111000010112031411100-0-0-21100-00-0-022-1-3-110010111051-----
211312121112022121120100001011100001112031411100-0-0-21100-00-0-022-1-3-110010111051-----

<i>T. sp. 34 aff. elenae</i> 1046159	210212111112022121120110001011110001011203141110-3-0-2110-0--0-0-1-1-1-3-100-----31122401
<i>T. sp. 34 aff. elenae</i> 1046160	210012110112012121120110001011120001011203141110-3-0-2110-0--0-0-1-1-0-3-100-----31122401
<i>T. sp. 34 aff. elenae</i> 1046172	2111021001120121211201000010111100011112031411000-0-021100-00-0-022-1-3-110010101150-----
<i>T. sp. 34aff. elenae</i> 1046302	2113021151120121211201010010111100010111031411000-0-021100-00-0-022-1-3-110010111051-----
<i>T. sp. 34 aff. elenae</i> 1046303	2111021211120221211201010010111100011112031411000-0-021100-00-0-022-1-3-110010111151-----
<i>T. sp. 34 aff. elenae</i> 1046305	210002110112022121120112001011120001011203141100-3-0-2110-0--0-0-1-1-1-3-100-----31122401
<i>T. sp. 35</i> 1046210	010002111012022021120011001011120001111102141110-3-0-2110-0--0-0-1-1-1-3-100-----3112?401
<i>T. sp. 36</i> 1424424	2411121220120121211201120010111100011113021411100-0-021100-00-0-012-1-3-100010111050-----
<i>T. sp. 36</i> 1424425	2413121210120121211201110010111100011113021411100-0-021100-00-0-012-1-3-100010111150-----
<i>T. sp. 36</i> 1424426	210012111012012121120111001011110001111302141110-2-0-2110-0--0-0--2-0-3-000-----31122411
<i>T. sp. 36</i> 1424427	0113121111120121211201110010111100011113021411100-0-021100-00-0-012-1-3-100010111050-----
<i>T. sp. 36</i> 1424428	010012111112012121120111001011110001111202141100-2-0-2110-0--0-0-1-1-0-3-000-----31122411
<i>T. sp. 36</i> 1424429	0100?211112012121120111001011110001111202141100-2-0-2110-0--0-0-1-1-0-3-000-----31122411
<i>T. sp. 40 aff. armata</i> 1042046	0100011001012200002011010010200000000002011011000-0-020?01-00-0-010-2-1-010001000110-----
<i>T. sp. 41 aff. atienzai</i> 1046080	2102?21130120221211200000010111000011111021411100-0-021?00-00-0-121-0-3-100010100150-----
<i>T. sp. 41 aff. atienzai</i> 1046084	210012113012022121120000001011110001111102101110-3-0-2110-0--0-0-1-0-1-3-000-----????????
<i>T. sp. 41 aff. atienzai</i> 1046085	2102121131120221211200000010111000011111021411100-0-021100-00-0-032-0-3-100011411150-----
<i>T. sp. 41 aff. atienzai</i> 1046086	2102121130120221211200100010211000011110021411100-0-02110?-00-0-031-0-3-100011111150-----
<i>T. sp. 41 aff. atienzai</i> 1046090	2102?211311202???1120001001011120001111002141110-3-0-2110-0--0-0--1-?-?-000-----31101400
<i>T. sp. 41 aff. atienzai</i> 1046117	2102101130120221211200000010111000011111021411100-0-021100-00-0-131-0-3-100011411150-----
<i>T. sp. 41 aff. atienzai</i> 1046206	2102121130120221211200000010111100011111021411100-0-021100-00-0-031-0-3-100011411150-----
<i>T. sp. 41 aff. atienzai</i> 1046207	210011113012022121120000001011120001111102141110-3-0-2110-0--0-0-1-1-1-3-000-----????????
<i>T. sp. 41 aff. atienzai</i> 1046314	2100121000120221211200000010111000011111021411100-0-021100-00-0-031-0-3-100011411050-----
<i>T. sp. 42 aff. bazi</i> 1046274	0200010001022210111011000010210000000000021301000-0-021?12-00-0-010-0-3-000000050120-----
<i>T. sp. 42 aff. bazi</i> 1046275	0200000001022210111011010010210000000000021301000-0-021112-00-0-010-1-3-000000050120-----
<i>T. sp. 42 aff. bazi</i> 1046276	02000000002221011101101001021000000000021301000-0-021112-00-0-010-1-3-000000050120-----
<i>T. sp. 42 aff. bazi</i> 1046277	02000001000222111111101001021000000000002130100-1-0-2111?-0-0-0-1-0-1-3-000-----22421101
<i>T. sp. 42 aff. bazi</i> 1046278	020001000002221111121101001021000000000002130100-1-0-2111-2--0-0-1-0-0-3-000-----22421101
<i>T. sp. 42 aff. bazi</i> 1046304	0200010000022211111011000010210000000000021301000-0-02111?-00-0-010-0-3-000000050120-----
<i>T. sp. 42 aff. bazi</i> CA53	????????????????1021001001021000000000002?01000-0-021112-00-0-110-0-1-000001050120-----
<i>T. sp. 42 aff. bazi</i> CA54	0200?0010002220011021001001021000000000002130100-2-0-2111-2--0-0--0-1-1-000-----22421101
<i>T. sp. 42 aff. bazi</i> CA55	0200?0010002220011121001001021000000000002?30100-2-0-2111-2--0-0-1-0-0-1-000-----22421101
<i>T. sp. 43 aff. peregrina</i> 1424476	0000010100021302110212110010211000000001020001000-0-121103-00-1-000-3-4-000020010020-----
<i>T. sp. 43 aff. peregrina</i> 1424477	000001010102120211021211001021100000000102000100-2-0-2110-0--0-1---0-1-1-000-----01111403
<i>T. sp. 43 aff. peregrina</i> 1424479	0300?10101021202111211110010211000000001020001000-0-121?03-00-1-000-3-4-000020011120-----
<i>T. sp. 43 aff. peregrina</i> 1424482	000001010102120211121212001021100000000102000100-2-0-2110-0--0-0--0-2-1-000-----01111403
<i>T. sp. 43 aff. peregrina</i> 1424483	0000010101021302111202110010211000000001020001000-0-121103-00-1-000-2-4-000020011020-----
<i>T. sp. 44 aff. crespai</i> 1424403	1200111100220210211011000011211100000000020101000-0-011100-00-0-000-1-5-000100000130-----
<i>T. sp. 44 aff. crespai</i> 1424404	020011110022021021121100001121110000000002010100-0-0-1110-0--0-0--0-1-2-001-----22121505
<i>T. sp. 44 aff. crespai</i> 1424405	1200111000220210211011000011211100000000020101000-0-011100-00-0-000-1-2-000100000130-----
<i>T. sp. 44 aff. crespai</i> 1424406	020011100022021021101100001121110000000002010100-0-0-1110-0--0-0--0-1-5-001-----22121505
<i>T. sp. 44 aff. crespai</i> 1424407	0200?1103022021021101100001121110000000002010100-0-0-1110-0--0-0--0-?-?-001-----22321505
<i>T. sp. 45 aff. quadridentata</i> 1424381	0100?11011210210211010011010211200010111021000000-0-011?00-00-0-000-0-2-000001000120-----
<i>T. sp. 45 aff. quadridentata</i> 1424382	2100?11111210210211011121010211200010111021000000-0-011?00-00-0-000-0-2-000001000120-----
<i>T. sp. 46 laurentii</i> 1046243	0200011001022200000011110010200101000001011002000-0-020000-00-0-000-1-1-000001000140-----
<i>T. sp. 46 cf. laurentii</i> 1046244	020001100102220000201111001020010100000101100200-0-0-2000-0--0-0--0-1-1-000-----30021101
<i>T. sp. 47</i> 1046034	0100?110022222?111111000014111000000000003?01000-0-021?1?-?-?-0-?-?-0-00200220-----

Especies (entidades GMYC)	1 0	2 0	3 0	4 0	5 0	6 0	7 0	8 0	9 0
<i>T. acutangula</i> 1046178	0300011001012200000011010010200010000003021000000000020000000000000115502000100014020021202								
<i>T. armata</i> 1046249	0200011001022200001011120010200000000001010000001010200022011000100111100000100011030021102								
<i>T. baeturica</i> 1046043	0100?3131122210001011000011211200000003011401100?0?021?10?00?0?000?0?1?000101011130???????								
<i>T. bazi</i> 1424376	0200?10001022200111211010010211000000001021301000?0?021?12?00?0?110?1?1?000001150120???????								
<i>T. diecki</i> 1424480	0100000002021200211201000014210000000000011001000000021110000000000001100000020011031122205								
<i>T. hieki</i> 1046077	20000110400122100112021001321100000000102000000000021110000?0?22103?42000305001312121001								
<i>T. josabelae</i> CA3	010001010102120011121110010110000000000112010001010211100000001000111100002113012101221001								
<i>T. lunai</i> 1046040	200003210001220100001201011020010010000101020101010100020400000021001100000004024330030121402								
<i>T. martini</i> 1046222	040001100102220000201111001220020101011201101000000002000000000000011102000100114030021102								
<i>T. mixta</i> 1046045	0100032040102200001011010010200010000001021000000201020000000000100111202000000013020121402								
<i>T. monastica</i> IBE882	0100?1100102221211111110010211000000000200011002001211033000110000224400002001012001110403								
<i>T. ottereloi</i> 1424394	02000100000022201112101001011000000000102140100000002111000000001100003300000122012022421102								
<i>T. pacensis</i> 1046148	2200?11001022100001011010012200010000001021000000?0?020?00?00?0?000?0?1?000001000160???????								
<i>T. paulinoi</i> 1424411	212001100101220040001212011020010110011100030101000000020000000200000000006130030030121102								
<i>T. peregrina</i> CA45	04000111010223021102111100102100000000010210010002001211030000110000334100002001112001111403								
<i>T. portilloi</i> 1046070	210212213012012121120000001011100011110214111003000211000000000311003310001010015021101401								
<i>T. scrofa</i> (Sillo) 1046033	0000?310112221011121100001421120000000003110100?0?0?2110?0?0?0?0??0?0?2?001???????12321000								
<i>T. scrofa</i> 1046031	000003100122221011211000014211200000000031101000000021100000000000002200010000012012321000								
<i>T. silvanoides</i> 1046245	0200031001022200002011100102000001000010010000001010200011000000100111101000100011030021102								
<i>T. tetramera</i> 1046066	00000120022222001112110010142110000000000310010001000111100000000000101100210100013012321400								
<i>T. toletana</i> CA27	010000010102121011120100001?210000000000011201000000021111100000100111100002113002101221001								
<i>T. wrasei</i> 1046082	20000110401222100102021000132112000000110200000001000211100122201211334200001010013132521021								
<i>T. cf. crespoti</i> 1424378	2100011000220101021001000011211100000000201000000000110000000000011550001000013022121505								
<i>T. cf. deferreri</i> 1424413	02010110010222001020110100112000000101100110000002001200011011000000211102000100011030021202								
<i>T. cf. elenae</i> 1046173	2111121210120221211201010010111200011112031411000300021100000000022111331100101115031122401								
<i>T. cf. estrellae</i> 1046257	241312115012022121120110010111000111120214111003000211000000000222113310001010015031122404								
<i>T. cf. farinosae</i> 1046150	2113121210120221211201110010111200011112011411100300021100000000022111331100101015131122401								
<i>T. cf. gonzaloi</i> CA80	0100?10101021200110201010014211000000000001120100?1?1?2111?0?0?0?0??0?1?1?000? ??????22421300								
<i>T. cf. laurentii</i> CA68	0300?110010222000000110100122002010000102100000?0?0200?0??0?000?0?1?2?000? ??????3002?201								
<i>T. sp. 1 aff. armata</i> 1041166	0100011001022200000010100102000000000101101000010102000200000000221100000100011030021102								
<i>T. sp. 2</i> 1046035	0000?110010122000010101001020001000000101100000?0?0?2000?0??0?0?0?0?1?2?000? ??????30021002								
<i>T. sp. 3 aff. baetica</i> 1046169	0200011001022200002012120010200010000002011000000000020000000000000112102000100014030021002								
<i>T. sp. 4 aff. baetica</i> 1046171	220001100102220000101120010200010000002011000000000020000000000000112202000100014030021202								
<i>T. sp. 5</i> 1046047	0200?11001022200001011010011200101000002011002100?0?020?00?00?0?000?1?2?000000000110? ??????								
<i>T. sp. 6</i> 1046145	220001100101210000101112001020000000001021000000000100000000000000001100000100011030021002								
<i>T. sp. 7</i> 1046139	220003100010122000010111001120000000000010100200000001000000000000011100000100014030021002								
<i>T. coenobita</i> sp. 8 1046136	220003100101220000101100101120000000000021002000000010000000000000111100000100014030021002								
<i>T. daemoniaca</i> sp. 9 1042187	010001110122210111111010014211200000001031101000100021110000000000001110101000001203202?405								
<i>T. sp. 10</i> 1046055	0100?11100221210211111000014111000000000031001000?0?021?10?00?0?000?0?1?000100043210? ??????								
<i>T. sp. 11</i> 1042245	0100031002220101111110010141100000000010210000000001110000000000001100010004313032002405								
<i>T. sp. 12</i> 1424421	01000111022212002112100000141111000000000310010000000211100000000000101100010000012032022405								
<i>T. sp. 13</i> 1424417	010001100222200201011000001411100000000003100100000002111000000000001110000100043110302022405								
<i>T. sp. 14</i> 1046256	010001100222210211111010014111100000001031401000000021110000000000211100010004311031021405								
<i>T. sp. 15 aff. gonzaloi</i> 1046270	020000000002221111201110014210000000000011201001200021111000000110011110000005012021421000								
<i>T. sp. 16 aff. toletana</i> 1046228	01000000000222101112100001011100000000001120100000002111110000010011110000211212101221201								
<i>T. sp. 17 aff. toletana</i> CA14	0100000000021210102010000102100000000002120100000002111100000100111100000113012101221001								
<i>T. sp. 18 aff. toletana</i> 1046260	01000101010212101112100001021000000000101120100010002111010000010011110000010302001221001								
<i>T. sp. 19 aff. toletana</i> 1046223	0100010101021200110211000010210000000000011201000100021110100000100111100000113012001221001								
<i>T. sp. 20 IBE1186</i>	2111121101020212112011100101112000111120214111003000211000000000211113310001011005031122404								
<i>T. sp. 21</i> CA38	2111121150120221211201000010111000011110214111002000211000000000211113310001010015031122404								
<i>T. amara</i> sp. 22 1424387	24111211201201202112010000101112000111110214110004000211000000000221113310001010015031122401								
<i>T. sp. 23 aff. belenae</i> 1046092	24131212121022121120012001011120001111021411100200021100000000011113310001011115031122411								
<i>T. sp. 24 aff. bullaquensis</i> 1046094	21000211511202021120001001011120001111102141110030002110000000001111331000101005031122201								
<i>T. sp. 25</i> 1046073	211112105012022121120001001011100001111131411100300021100000000022100331000101115031121401								
<i>T. sp. 26</i> 1046095	2102121151120202012011100101112000111102141110?2?0?2110?0?0?0?0?1?1?1?1?000? ??????3122404								
<i>T. sp. 27</i> 1046097	2100?210101022020121001200101112000111102141110?3?0?2110?0?0?0?0?1?1?1?3?000? ??????31122404								
<i>T. sp. 28</i> 1046088	241312102112020201210110010111200011110214111002000211000000000211003310001111105031122404								
<i>T. sp. 29</i> 1046102	2213?210201202020120101001011120001111021411000?0?021?00?00?0?022?0?3?10001111150? ??????								
<i>T. sp. 30</i> 1046107	24131210201202020121011001011100011112021411000200021100000000011013310001041115031121401								
<i>T. sp. 31</i> 1046154	211112105112020201210100101011000011110214111003000211000000000321113310001040015031122401								
<i>T. sp. 32 aff. carpetana</i> 1046104	2100021151120202012100000101112000111101214110003000211000000001321013310001001115021122401								
<i>T. sp. 33</i> 1046099	2100021151120202012100000010111200011100214111002000211000000001211013310001000025031122400								
<i>T. sp. 34 aff. elenae</i> 1046157	2113121211120221211201000101110000101120214111003000211000000000221113311001011105131122401								
<i>T. sp. 35</i> 1046210	0100021110120202012001100101112000111102141110?3?0?2110?0?0?0?0?1?1?1?3?100? ??????3122401								
<i>T. sp. 36</i> 1424424	241312121012012121120110010111100011130214111002000211000000000122103310001011105031122411								
<i>T. sp. 40 aff. armata</i> 1042046	010001100101220000201010010200000000002011010000?0?020?01?00?0?010?2?1?0100010001010? ??????								
<i>T. sp. 41 aff. atienzi</i> 1046080	210212130120221211200000010111000011110214111003000211000000000311033100010411150? ??????								
<i>T. sp. 42 aff. bazi</i> CA53	020000000002221011121010010210000000000213010002000211122000000100113300000005012022421101								
<i>T. sp. 43 aff. peregrina</i> 1424482	0000010101021302111211001021100000000002000100002001211033000110000324100002001112001111403								
<i>T. sp. 44 aff. crespoti</i> 1424405	12001110002201021011000011211100000000020100000000110000000000011550001000013022121505								
<i>T. sp. 46 aff. laurentii</i> 1046243	020001100102220000201111001020010100001011002000000020000000000000011100000100014030021101								
<i>T. sp. 37</i> CA35	??								
<i>T. sp. 38</i> 1424402	??								
<i>T. sp. 39</i> CA333	??								
<i>T. sp. 41 aff. atienzi</i> 1046080	??								

Especies descritas	1 0	2 0	3 0	4 0	5 0	6 0	7 0	8 0	9 0
<i>T. acutangula</i>	0300011001012200000001010010200010000003021000000000020000000000000115502000100014020020202								
<i>T. aguirrei</i>	21000110010222100010110100102000100000010110000001000200000011000000002200000??2214?300?1102								
<i>T. algarvensis</i>	23200310010222005010110101102000001000010002010100010002000000002100000000104100030030121102								
<i>T. armata</i>	010001100102220000010110100102000001000010110000001010200022011000000111100000100011030021102								
<i>T. atienzai</i>	2100111230120220211201000010111000011110214111013000211000000001311013310001040025031121411								
<i>T. baetica</i>	0400011001022201000011120010200010011113011002000000020000000000000112202000100014021001102								
<i>T. baeturica</i>	00000110112222100010110000112112000000020110010001000211100000000000111100010100013032122111								
<i>T. bazi</i>	02000110000222101110110100101110000000010214010002000211122000001100111100000005012022421101								
<i>T. belenae</i>	2411010220120220211101010010011100011110214111002000211000000000111003310001010015031122401								
<i>T. besucheti</i>	0300001001012211000110010011200201010111011002001100020000000000000002201000100011020011002								
<i>T. bivari</i>	20000110400222100121010100132110000100110100000002001211121000000000224401000100013122522105								
<i>T. bullaquensis</i>	2411121121120220211200010010111200011110214111013110211000000000211003310001010015031122401								
<i>T. carinata</i>	23200311010222014000120101102000011000010003010101012002040000002100000002004120030030121102								
<i>T. carmenae</i>	02020210511202102112011200101112000111120114111003010211000000000213213310001010015031112411								
<i>T. carpetana</i>	21000200101201212112010000101111000110001310111002000211000000003100033100020111150211122401								
<i>T. crespoi</i>	1101111030220210211200000010111100000000021100000000002111000000000005000100?0012022121200								
<i>T. deferreri</i>	0100011001022201000010100102000000000110110000002011200011011000000221100000100001120011102								
<i>T. diecki</i>	0000001000021210211200000014210000000000011011001100021110000000000001100000020011112122205								
<i>T. elenae</i>	241112121012022121120001001011110001111103141110020002110000000022100331000101115131122414								
<i>T. estrellae</i>	24031211501202212112010000101112000111110214111002000211000000000222003310001010025021122404								
<i>T. fancelloi</i>	010010001102220030101101001020000001112000201000000020200000000000220002005100011?20021300								
<i>T. farinosae</i>	0403021211120220121010100101112000111120114111003010211000000000121113310001010005131112401								
<i>T. fozcoensis</i>	2000?1104102221001010100001321110001001202000000020102110?1000?212000044010030??023?22522105								
<i>T. furnayulensis</i>	2400011001022200000010100102000100000010210000000000200000011000000112200000100214030011102								
<i>T. gomesalvesi</i>	0400031301012210000011010011200200000001031000000000020000000000000002200000100014030021102								
<i>T. gomezi</i>	00000110400122100111020100132111000101110100011000000211000000221200114400003020013?22121001								
<i>T. goncaloi</i>	0000?10000022211112201000014210000000000011?100?2?0?2111?1?1?0?01?1?0?1?1?000? ??????21421000								
<i>T. hiekei</i>	20000110400122100112020100132111000101110200001001100211100100220010214200003050013132522011								
<i>T. intermedia</i>	2110021111120120212200110010111100011101021411100300021?100000000011003310001??0005021122411								
<i>T. jeannei</i>	11001211201002202112001100101112000111110214111002100211000000000221003310001010001031122411								
<i>T. josabelae</i>	??0????100?20?????102??00??10?1000?0????1011201?0?????0?11????????????????2113012?012213??								
<i>T. laurentii</i>	030001110102220000101001001020020010000102100000000020000000000000002201000100014020001201								
<i>T. lunai</i>	2000031001012201000012010110200100100011010201010200002040010002100113300004020311030121102								
<i>T. martini</i>	0300011001012211000011110012200201010111011010000000020000000000000002202000100114030021102								
<i>T. matiasi</i>	2100011001022200000011010011200010000001011000002200020000000000000112200000100014020021102								
<i>T. millenaria</i>	210001100102220000001110013200010000001031000000000020000000000000000001122000000014020010102								
<i>T. mita</i>	01000310410122000010011100102000100000010210000002010200000000000100112202000100013020021402								
<i>T. monastica</i>	00000110000222020111010100102110000000000210010002001211030000110000221100002000012001110403								
<i>T. navarica</i>	230002112102021211220101001321000000000002101100120012111330000000033110000101112021111201								
<i>T. outereloi</i>	01000100010222101112000000101100000000010212010001010211100000001000003300000022012022421101								
<i>T. pacensis</i>	04000110010222100010110100102000100000010210000000000200000000000000002200000101016030011102								
<i>T. passosi</i>	200003104002221001100100001321100001001101000000120012111100000020000114401000000013122521005								
<i>T. paulinoi</i>	2320031101012201400012010110200001100011000301010000000200000000000000006130030030101102								
<i>T. peregrina</i>	00000110000222020112000100102100000000010210010002001211030000110000224100002001112001110303								
<i>T. portilloi</i>	2412121230120221211201000010111100011101214111003000211000000000311003310002010025031100401								
<i>T. prima</i>	0100031001012200001011010102000100000000310000000000200000000000000000011220000100014020021102								
<i>T. quadridentata</i>	0200011102210210111010111010211200010010021011101100011100000000000002200000000012010022000								
<i>T. quarta</i>	0100011011022200000001120010200010010113001002000100020000000000000112202000100014030021002								
<i>T. rochapitei</i>	2000?001200223001020010100102112000000100100010011100211100000000000001010011?0011?21121404								
<i>T. santschii</i>	0000000000023022212110000102110000000000112010011000211100000000000002200003122205122021404								
<i>T. sarria</i>	2000?30100012200000011010010200001100011000201010?0?000200?00?0?200?0?0?000001000320????????								
<i>T. scrofa</i>	00000310002222101112100000141112000000000311010000000211000000000000111100010000012011321100								
<i>T. secunda</i>	0200031001022200000011110010200010000011021100000000020000000000000112200000100114030021102								
<i>T. silvanoides</i>	01000110010122010000110100102000000000010010000012110200011000000000111100000100011020021102								
<i>T. singularis</i>	010001130101222000001101001220020010000102100000000002000000000000011220000000000202002120?								
<i>T. tertia</i>	0200011001022201000011010010200010010113011002000101020000000000000112202000104314120021202								
<i>T. tetramera</i>	000003110222210111210001014111000000000031001000100021110000000000011100210000013010321400								
<i>T. toletana</i>	0000001000022200110201000010210000000000011201000000021111100000000111100002113002101221001								
<i>T. toribioi</i>	21000011001001202112011100101110000111010214111001010211000000000111003300001010015121122401								
<i>T. wrasei</i>	20000110400222100111020100132112000100110200001012000211100122200121324200001010013132521021								
<i>T. zaballosi</i> (Cabil)	2002011041022210000012110010211100000111010000000100021100000000000001101003021113132521100								
<i>T. zaballosi</i> (Peso da Régua)	2302011061022210000112110011211200000112010000000000021100000000000001102003021113132521100								

Outgroups	
<i>Pseudanillus pastorum</i>	0100?44104130?03111100??0630000?000000041010000000000?10000000000000000031702001?10301200-
<i>Pseudanillus elegantulus</i>	0100?44?????20003111000?2063000000000000041010000000000?1?0??0?0??0?0?0317?????03??000?
<i>Pseudanillus magdalenae</i>	0100?44004???20003111000?2063000000000000041010000000000?1?0??0?0??0?0?0317?????03??000?
<i>Geocharis liberorum</i>	010005310303020?03111000??0501000?0111110412?1000000002?0000000000000000000712001??030011?-
<i>Geocharis liborensis</i>	0100?53003030?003301?0010205010000111111041201000000002?00?00?0?000?0?0?00007??331?10?????
<i>Anillinus minor</i>	0100?00??30??2004311?001??0530000111111041201000000000?0?0??0?0??0?0?000070-?4???0300160-
<i>Geocharis</i> sp. 1041887	0100?53103030200?321-0010205310000011111041201000000002?00000000000011000200712002?003011004
<i>Geocharis</i> cf. <i>fenestrata</i> CA91	0100?53103030200?311-0010205310000011111041201100000002?00000000000011000100702002?003011001

II.III. TABLAS SUPLEMENTARIAS

Tabla I. *Priors* usados en los análisis de calibración.

Parámetro	Función	Valor inicial	Valores min-max	forma	escala	Valores tomados de
cox1-a mean rate	Uniforme	0.0113	(0.0081-0.0147)	n.a.	n.a.	ANDÚJAR <i>et al.</i> 2012
cox1-b mean rate	Uniforme	0.0145	(0.01-0.0198)	n.a.	n.a.	ANDÚJAR <i>et al.</i> 2012
rrnL mean rate	Uniforme	0.0016	(0.001-0.00248)	n.a.	n.a.	ANDÚJAR <i>et al.</i> 2012; 2016
LSU mean rate	Uniforme	0.0013	(0.0007-0.00242)	n.a.	n.a.	ANDÚJAR <i>et al.</i> 2012; 2016
SSU mean rate	Uniforme	0.0003	(0.000178-0.00045)	n.a.	n.a.	ANDÚJAR <i>et al.</i> 2016
Root_age	Gamma	60	n.a.	29.896	2.0991	ANDÚJAR <i>et al.</i> 2016

Tabla II. Resumen de los análisis de calibración, con *BF* y *root ages*, resaltando los análisis favorecidos.

Root	Clock	Speciation	Repeat (seed)		L (mean)	L (ESS)	HM	SS	PS	Mean [95% HPD Interval]
Si	ULN	Yule_BDIS	1(123456)	**	-41213.6	369.7	-41302.7	-43553.6	-43528.9	59.68 [51.55, 68.65]
			2(654321)		-41201.4	605.3	-41306.2	-43575.1	-43545.5	60.99 [52.78, 69.83]
Si	ULN	Yule_BD	1(123456)		-41216.6	344.0	-41313.4	-43588.4	-43555.9	60.49 [52.54, 68.37]
			2(654321)	**	-41205.5	205.4	-41291.8	-43559.0	-43547.4	59.44 [51.07, 69.14]
Si	ULN	Yule	1(123456)	**	-41240.1	361.6	-41329.9	-43777.6	-43745.1	48.98 [42.36, 56.72]
			2(654321)		-41232.6	534.0	-41342.9	-43783.2	-43764.1	49.42 [42.26, 57.28]
No	ULN	Yule_BD	1(123456)	***	-41200.2	330.1	-41280.1	-43587.6	-43560.5	59.31 [49.49, 69.47]
			2(111111)		-41214.6	208.2	-41296.7	-43597.6	-43571.4	60.4 [51.33, 71.13]
No	ULN	Yule_BDIS	1(123456)	**	-41203.1	268.1	-41283.9	-43563.4	-43522.6	59.06 [50.16, 68.73]
			2(111111)		-41214.0	467.4	-41297.9	-43545.0	-43533.8	60.84 [51.3, 71.05]
No	ULN	Yule	1(123456)	**	-41234.1	86.3	-41321.8	-43816.7	-43776.4	47.53 [41.24, 54.36]
			2(111111)		-41246.2	282.6	-41332.4	-43823.4	-43771.6	48.31 [40.73, 55.7]
Si	SC_ULN	Yule_BDIS	1(123456)	*	-41374.9	392.1	-41436.1	-43620.2	-43604.9	63.22 [54.87, 71.22]
			2(654321)		-41372.8	555.7	-41439.3	-43627.8	-43607.8	63.1 [55.78, 71.55]
Si	SC_ULN	Yule_BD	1(123456)	*	-41371.7	331.8	-41437.3	-43672.0	-43638.1	61.45 [53.53, 69.89]
			2(654321)		-41373.0	476.0	-41439.8	-43683.3	-43664.2	63.05 [54.63, 71.75]
Si	SC_ULN	Yule	1(123456)	*	-41415.0	330.3	-41485.0	-43899.8	-43863.7	52.8 [46.14, 60.48]
			2(654321)		-41429.5	548.3	-41499.9	-43885.1	-43874.7	53.77 [46.6, 61.14]
No	SC_ULN	Yule_BD	1(123456)		-41380.5	43.0	-41446.7	-43671.4	-43634.7	63.05 [54.95, 72.85]
			2(111111)	*	-41374.4	433.8	-41433.5	-43641.6	-43630.1	62.9 [54.55, 72.13]
No	SC_ULN	Yule_BDIS	1(123456)		-41370.5	333.5	-41454.8	-43625.2	-43599.2	63.48 [55.08, 73.8]
			2(111111)	*	-41373.4	443.0	-41444.8	-43646.0	-43608.5	61.5 [52.81, 70.44]
No	SC_ULN	Yule	1(123456)	*	-41430.2	449.4	-41497.9	-43889.6	-43871.3	52.54 [45.6, 60.3]
			2(111111)		-41419.2	391.8	-41502.6	-43884.2	-43845.9	52.14 [45.07, 59.82]

* favorecidos de cada par con parámetros idénticos

** elegido para los análisis de delimitación

*** análisis más favorecido en total

Tabla III. Resumen de los resultados de los análisis de delimitación usando pPTP y GMYC en diferentes árboles.

Árbol	pPTP			GMYC single		GMYC multiple		
	<i>ML result</i>	<i>ML result</i>	<i>intervalo</i>	<i>LR test null model</i>	<i>Threshold time</i>	<i>ML result</i>	<i>intervalo</i>	<i>LR test null model</i>
No_Root_ULN_yule	117	78	53-99	0***	-4.201809	138	72-143	0***
No_Root_ULN_yule_BDIS	120	78	52-127	0***	-4.026375	130	128-131	0***
No_Root_ULN_yule_BD	113	79	78-94	0***	-4.155471	78	52-134	0***
Root_ULN_yule	117	75	53-95	0***	-4.573274	84	56-139	0***
Root_ULN_yule_BDIS	113	78	51-94	0***	-4.067902	125	70-131	0***
Root_ULN_yule_BD	120	78	53-91	0***	-3.997224	134	54-134	0***
RAxML	122	n.a.	n.a.	n.a.	n.a.	n.a.	n.a.	n.a.
MrBayes strit	126	n.a.	n.a.	n.a.	n.a.	n.a.	n.a.	n.a.
MrBayes 50% majority rule	111	n.a.	n.a.	n.a.	n.a.	n.a.	n.a.	n.a.

Tabla IV. CI y RI de los caracteres mapeados en Mesquite (ver Capítulo 2).

Arbol_BEAST_subopt_Molec_74			Arbol_BEAST_opt_Molec_74			Arbol_Combi_138			Arbol_BEAST_subopt_Molec_74			Arbol_BEAST_opt_Molec_74			Arbol_Combi_138		
Carácter	C.I.	R.I.	C.I.	R.I.	C.I.	R.I.	Carácter	C.I.	R.I.	C.I.	R.I.	C.I.	R.I.	C.I.	R.I.	C.I.	R.I.
1	0.222	0.767	0.200	0.733	0.125	0.763	47	0.125	0.632	0.125	0.632	0.091	0.714				
2	0.190	0.452	0.200	0.484	0.085	0.419	48	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000				
3	0.286	0.615	0.286	0.615	0.182	0.571	49	1.000	0.000	1.000	0.000	0.182	0.182				
4	0.250	0.400	0.250	0.400	0.176	0.440	50	0.190	0.514	0.211	0.571	0.100	0.526				
5	0.200	0.750	0.200	0.750	0.091	0.583	51	0.000	0.000	0.000	0.000	0.200	0.000				
6	0.250	0.735	0.250	0.735	0.120	0.651	52	0.250	0.500	0.250	0.500	0.091	0.474				
7	0.286	0.667	0.286	0.667	0.143	0.478	53	0.500	0.667	0.500	0.667	0.333	0.556				
8	0.188	0.480	0.188	0.480	0.094	0.370	54	0.400	0.571	0.333	0.429	0.333	0.692				
9	0.417	0.682	0.417	0.682	0.240	0.596	55	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000				
10	0.118	0.464	0.118	0.464	0.069	0.509	56	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000				
11	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	57	0.250	0.857	0.250	0.857	0.111	0.784				
12	0.143	0.333	0.125	0.222	0.125	0.440	58	0.400	0.455	0.400	0.455	0.308	0.609				
13	0.200	0.758	0.200	0.758	0.133	0.740	59	0.429	0.500	0.429	0.500	0.273	0.556				
14	0.286	0.167	0.286	0.167	0.182	0.182	60	1.000	0.000	1.000	0.000	0.500	0.500				
15	0.167	0.737	0.167	0.737	0.100	0.757	61	0.667	0.000	0.667	0.000	0.286	0.286				
16	0.200	0.467	0.167	0.333	0.125	0.576	62	0.667	0.000	0.667	0.000	0.333	0.333				
17	0.300	0.821	0.300	0.821	0.357	0.877	63	1.000	1.000	1.000	1.000	0.667	0.857				
18	0.500	0.950	0.500	0.950	0.400	0.940	64	1.000	1.000	1.000	1.000	0.500	0.714				
19	0.133	0.188	0.133	0.188	0.065	0.341	65	0.250	0.250	0.250	0.250	0.200	0.579				
20	0.333	0.852	0.333	0.852	0.111	0.758	66	0.200	0.657	0.188	0.629	0.115	0.589				
21	0.200	0.857	0.200	0.857	0.071	0.776	67	0.286	0.737	0.286	0.737	0.154	0.667				
22	0.167	0.286	0.182	0.357	0.071	0.257	68	0.500	0.900	0.500	0.900	0.500	0.903				
23	0.056	0.346	0.056	0.346	0.031	0.205	69	0.176	0.391	0.176	0.391	0.086	0.475				
24	0.118	0.464	0.118	0.464	0.077	0.489	70	0.200	0.200	0.200	0.200	0.094	0.408				
25	0.500	0.000	0.500	0.000	0.333	0.333	71	0.455	0.800	0.455	0.800	0.278	0.829				
26	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	72	0.385	0.742	0.385	0.742	0.250	0.800				
27	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	73	1.000	1.000	1.000	1.000	0.500	0.966				
28	0.364	0.650	0.400	0.700	0.190	0.564	74	0.200	0.273	0.200	0.273	0.100	0.333				
29	0.167	0.828	0.167	0.828	0.200	0.822	75	1.000	0.000	1.000	0.000	1.000	1.000				
30	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	76	1.000	1.000	1.000	1.000	0.500	0.933				
31	0.143	0.806	0.143	0.806	0.111	0.875	77	0.625	0.875	0.625	0.875	0.400	0.830				
32	0.100	0.419	0.105	0.452	0.067	0.517	78	0.091	0.615	0.091	0.615	0.067	0.741				
33	0.500	0.800	0.500	0.800	0.167	0.706	79	0.357	0.625	0.357	0.625	0.278	0.735				
34	0.333	0.500	0.333	0.500	0.167	0.444	80	0.333	0.600	0.333	0.600	0.217	0.538				
35	0.500	0.500	0.500	0.500	0.250	0.700	81	0.167	0.474	0.167	0.474	0.143	0.419				
36	0.333	0.913	0.333	0.913	0.100	0.813	82	0.300	0.125	0.300	0.125	0.136	0.174				
37	0.500	0.950	0.500	0.950	0.250	0.912	83	0.400	0.769	0.400	0.769	0.273	0.818				
38	0.250	0.875	0.250	0.875	0.100	0.800	84	0.250	0.571	0.250	0.571	0.100	0.571				
39	0.200	0.846	0.200	0.846	0.067	0.750	85	0.300	0.632	0.300	0.632	0.125	0.618				
40	0.120	0.353	0.120	0.353	0.088	0.466	86	0.333	0.862	0.333	0.862	0.200	0.882				
41	0.333	0.000	0.333	0.000	0.333	0.500	87	0.714	0.929	0.714	0.929	0.385	0.877				
42	0.158	0.500	0.158	0.500	0.083	0.522	88	0.667	0.667	0.667	0.667	0.154	0.353				
43	0.200	0.429	0.200	0.429	0.167	0.773	89	0.250	0.684	0.286	0.737	0.111	0.600				
44	0.364	0.816	0.364	0.816	0.235	0.794	90	0.294	0.571	0.294	0.571	0.172	0.667				
45	0.333	0.917	0.333	0.917	0.125	0.829	91	0.667	0.000	0.667	0.000	0.200	0.111				
46	0.286	0.722	0.333	0.778	0.182	0.804	92	0.357	0.735	0.333	0.706	0.217	0.760				

II.IV. ÁRBOLES SUPLEMENTARIOS

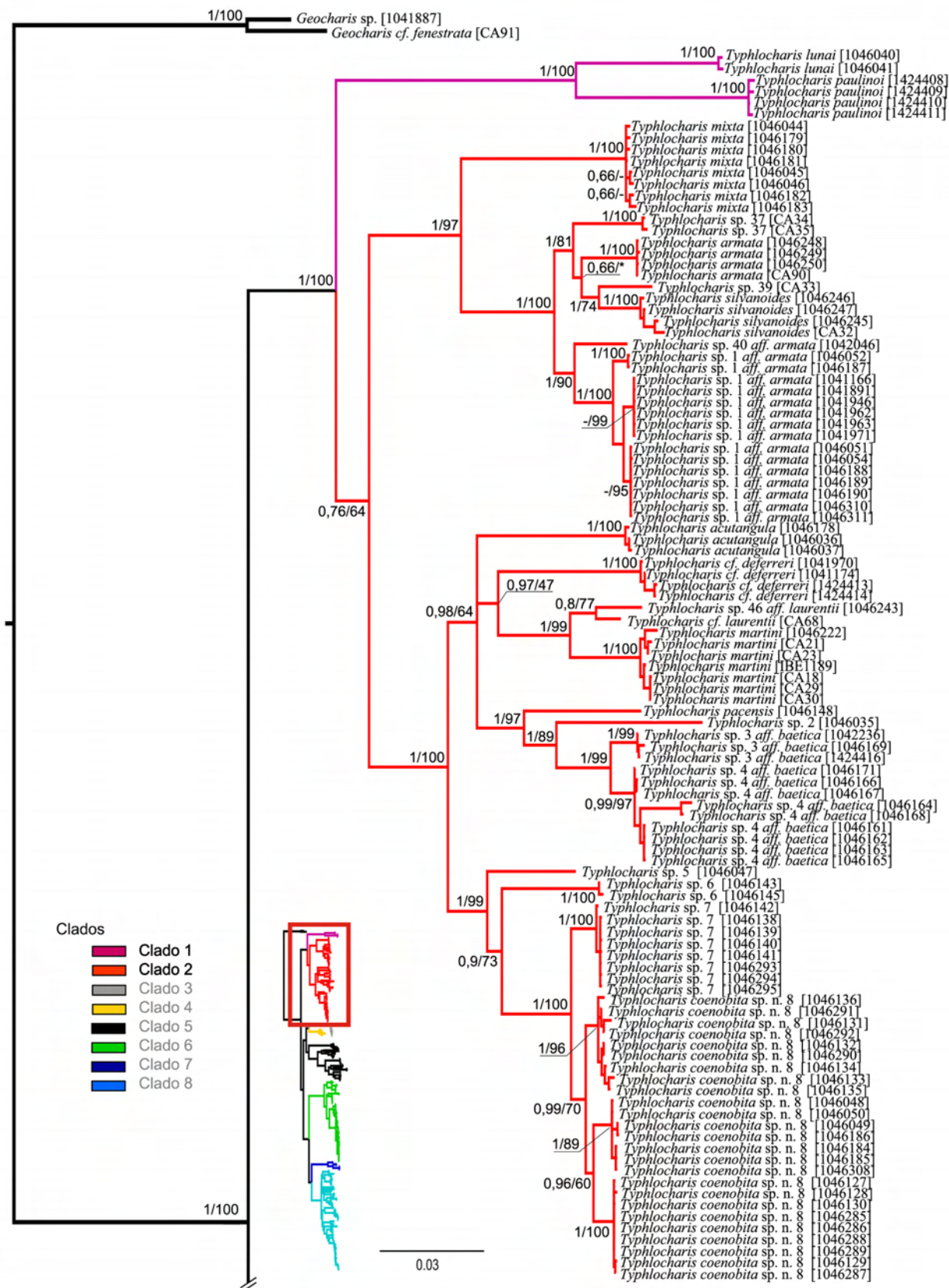


Fig. I. Hipótesis filogenética reconstruida con datos moleculares (consenso 50% Maj. Rule obtenido con MrBayes a partir del set 1A). Los soportes de nodo se indican como BI(MrBayes)/ML, “*” indica incongruencias topológicas entre ambos análisis, “-” indica ausencia de soporte. Los clados mencionados en el texto se representan en colores. Versión extensa de la Fig. 125 (Capítulo 5).

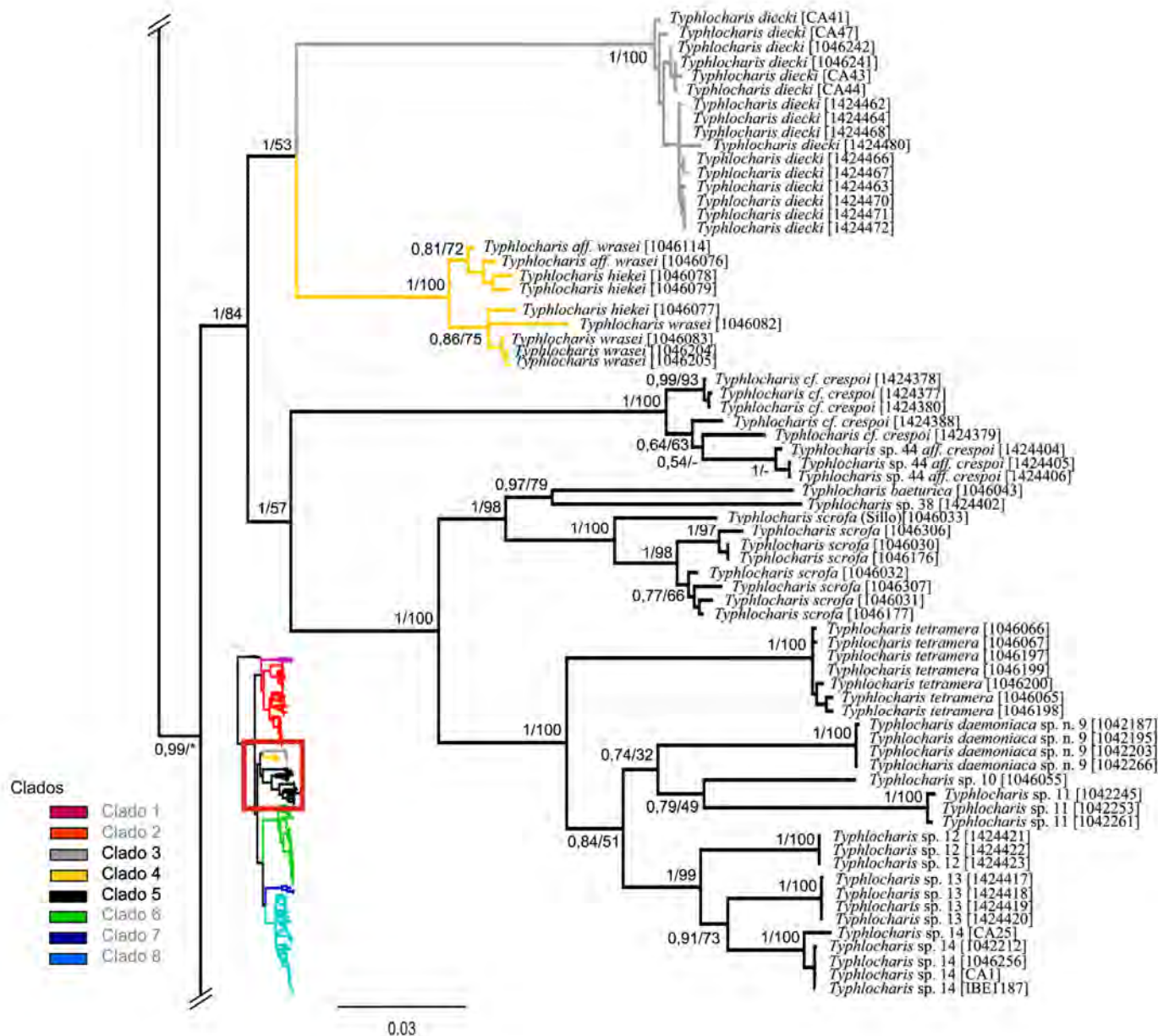


Fig. I. (Continuación).

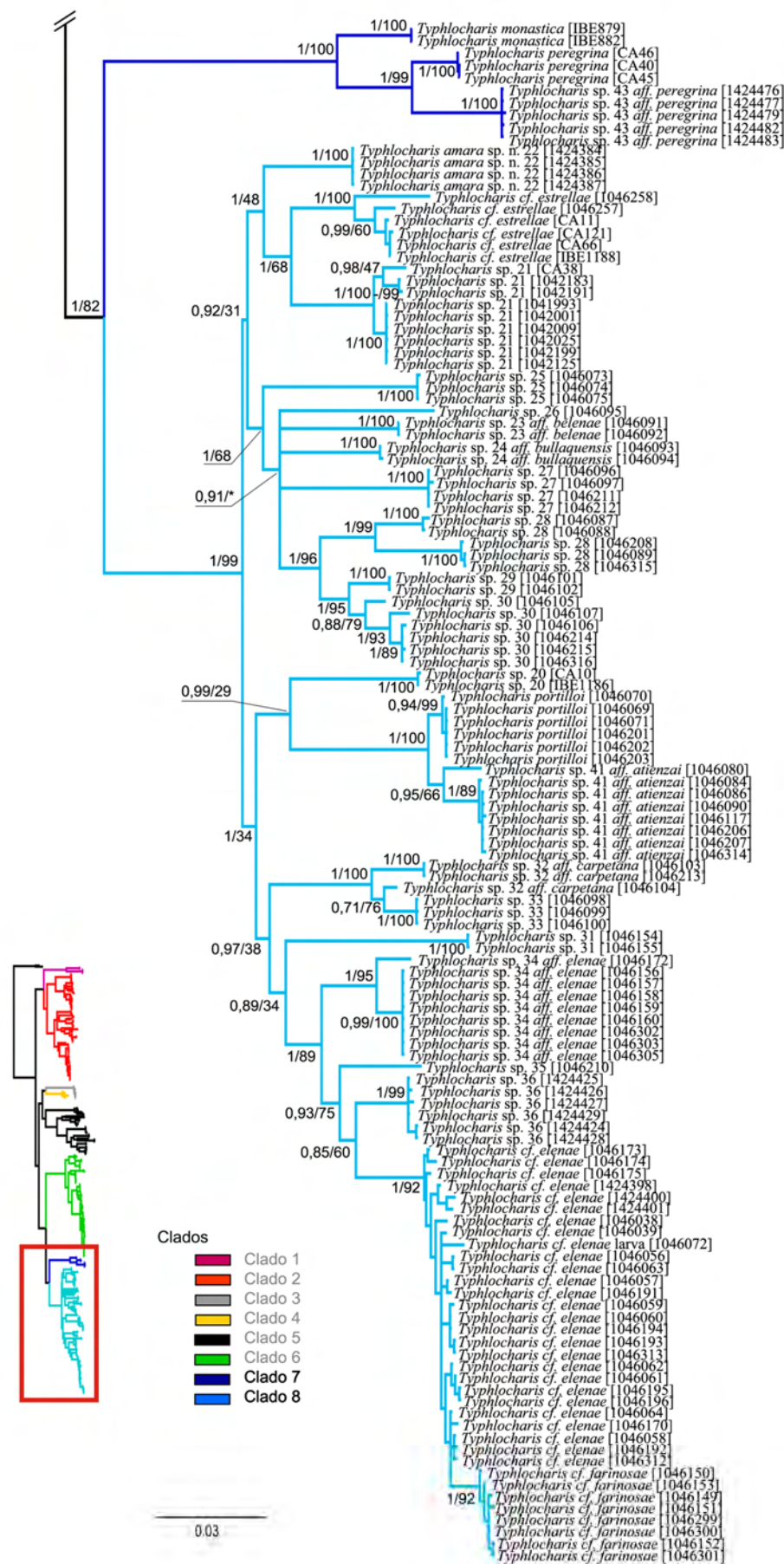


Fig. I. (Continuación).

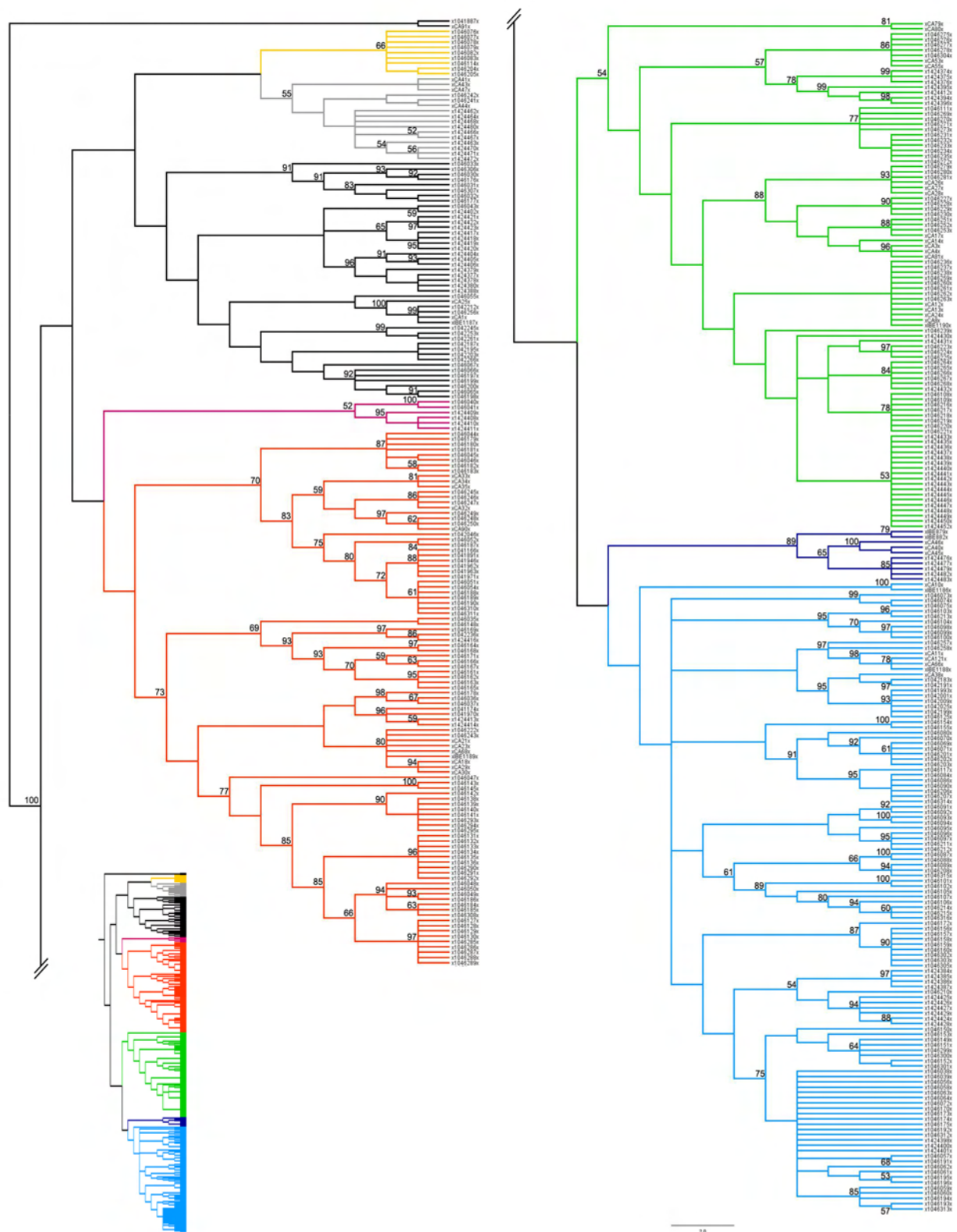


Fig. II. Hipótesis filogenética reconstruida con datos moleculares: análisis MP (Consenso estricto de 26 árboles. Longitud: 9542; CI: 0,227; RI: 0,818) sobre el set 1A. Clados coloreados como en la Fig. 125 (Capítulo 5).

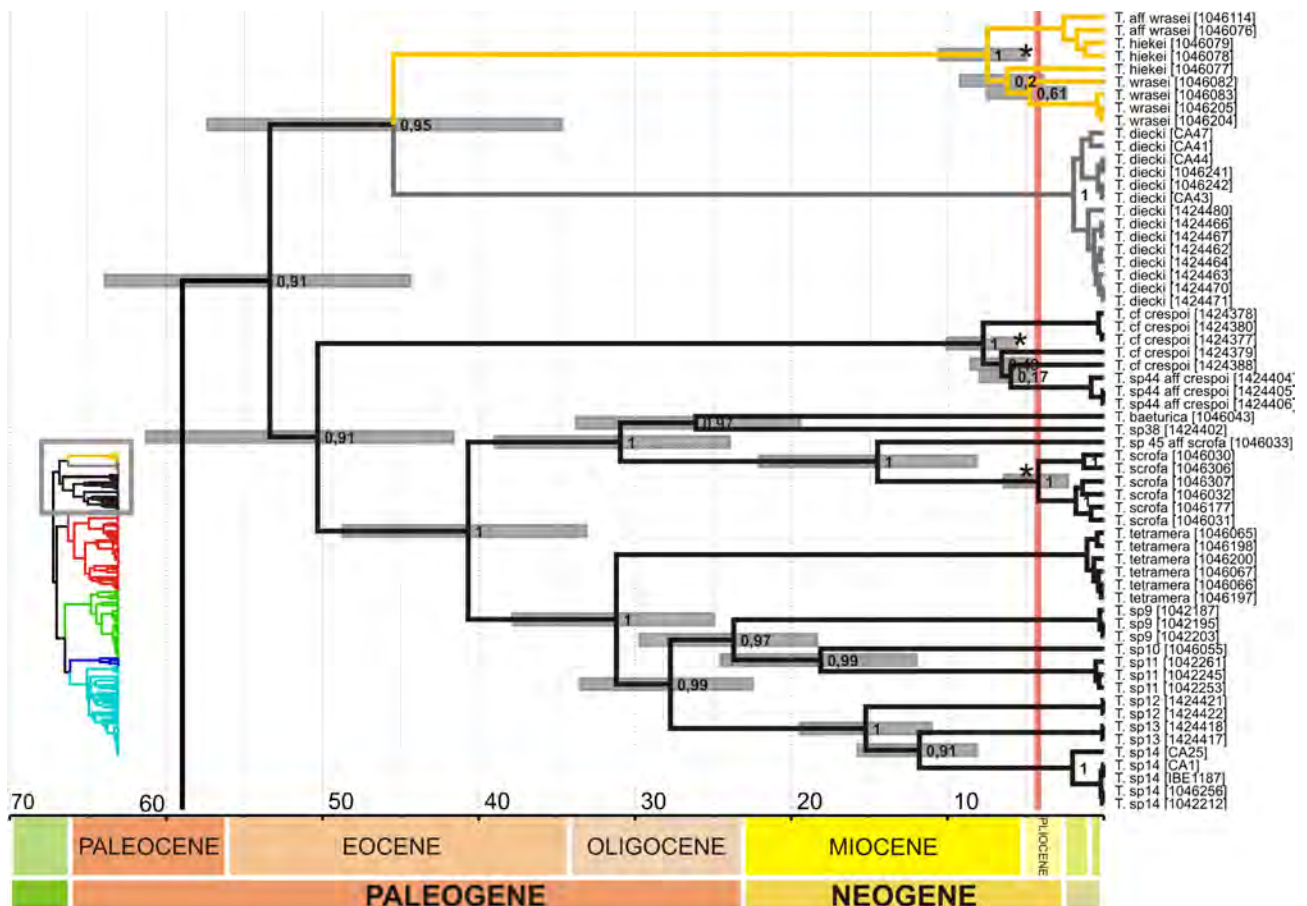


Fig.III. Árbol ultramétrico calibrado (BEAST, topología favorecida por los factores de Bayes). La línea rosa indica la delimitación de entidades obtenida con GMYC. Los casos en los que da delimitación obtenida se ha modificado según los criterios indicados en el texto (Capítulo 5) se indican con “*”. Versión extensa de la Fig. 126 (Capítulo 5).

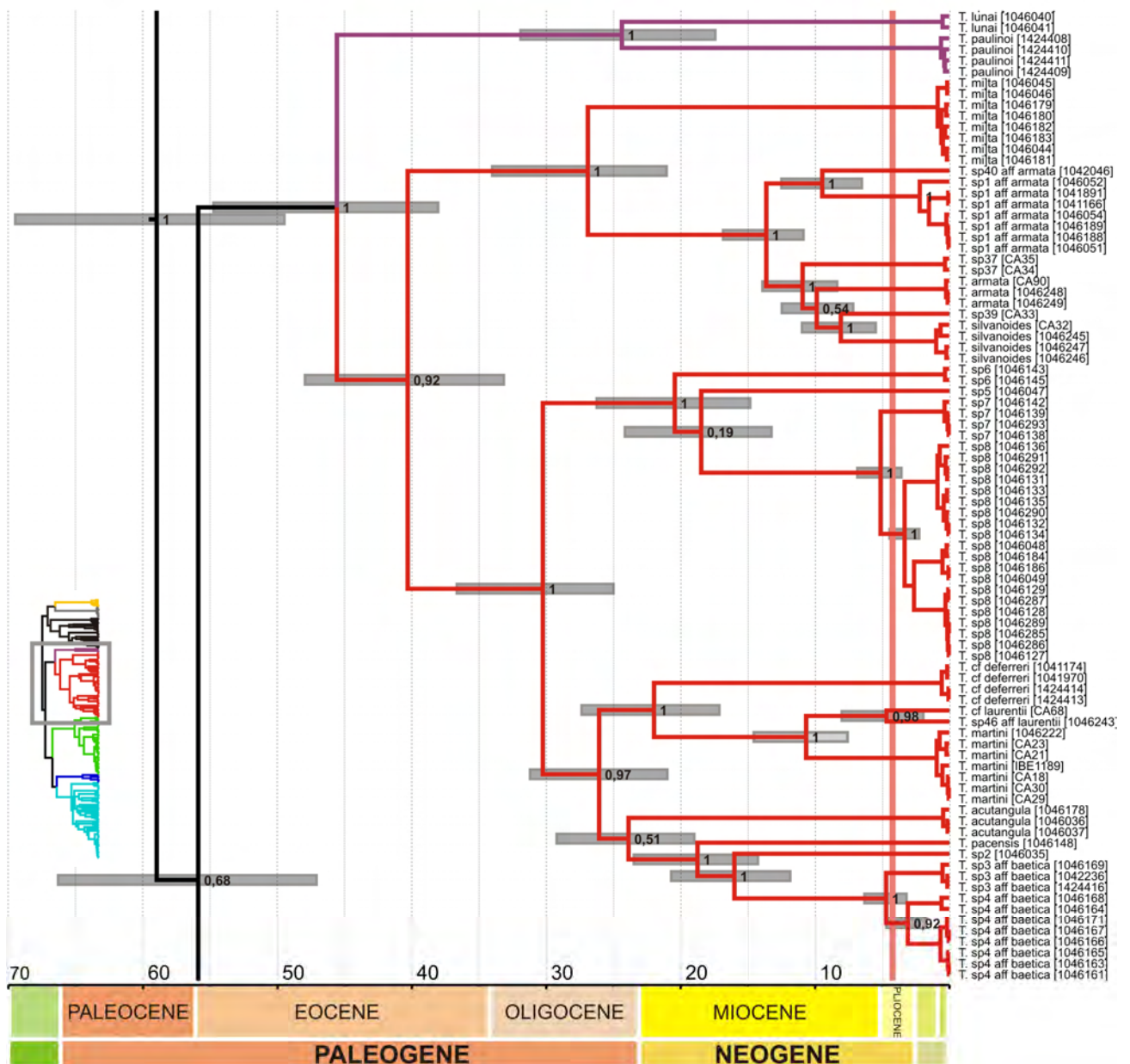


Fig.III. (Continuación.).

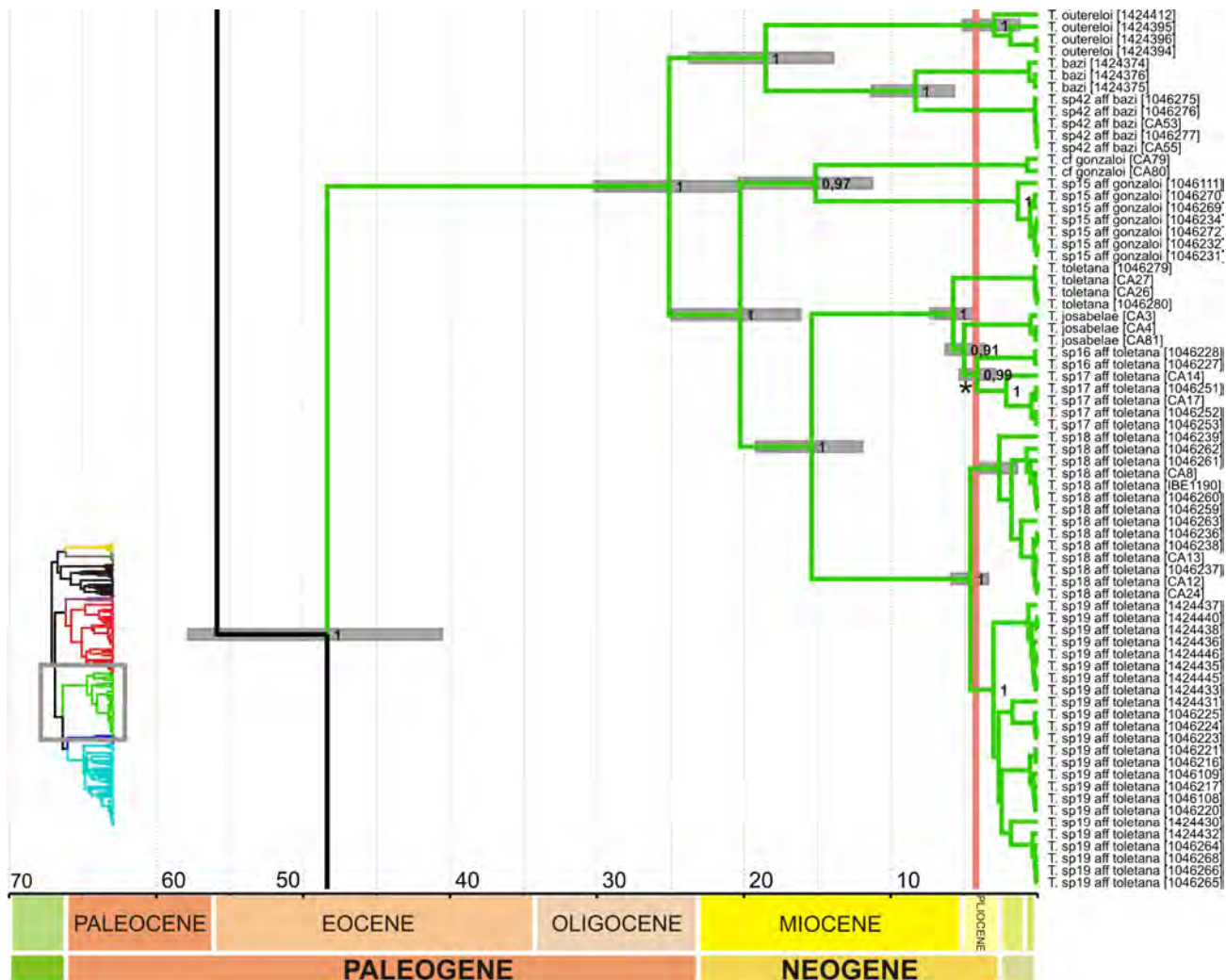


Fig.III. (Continuación.).

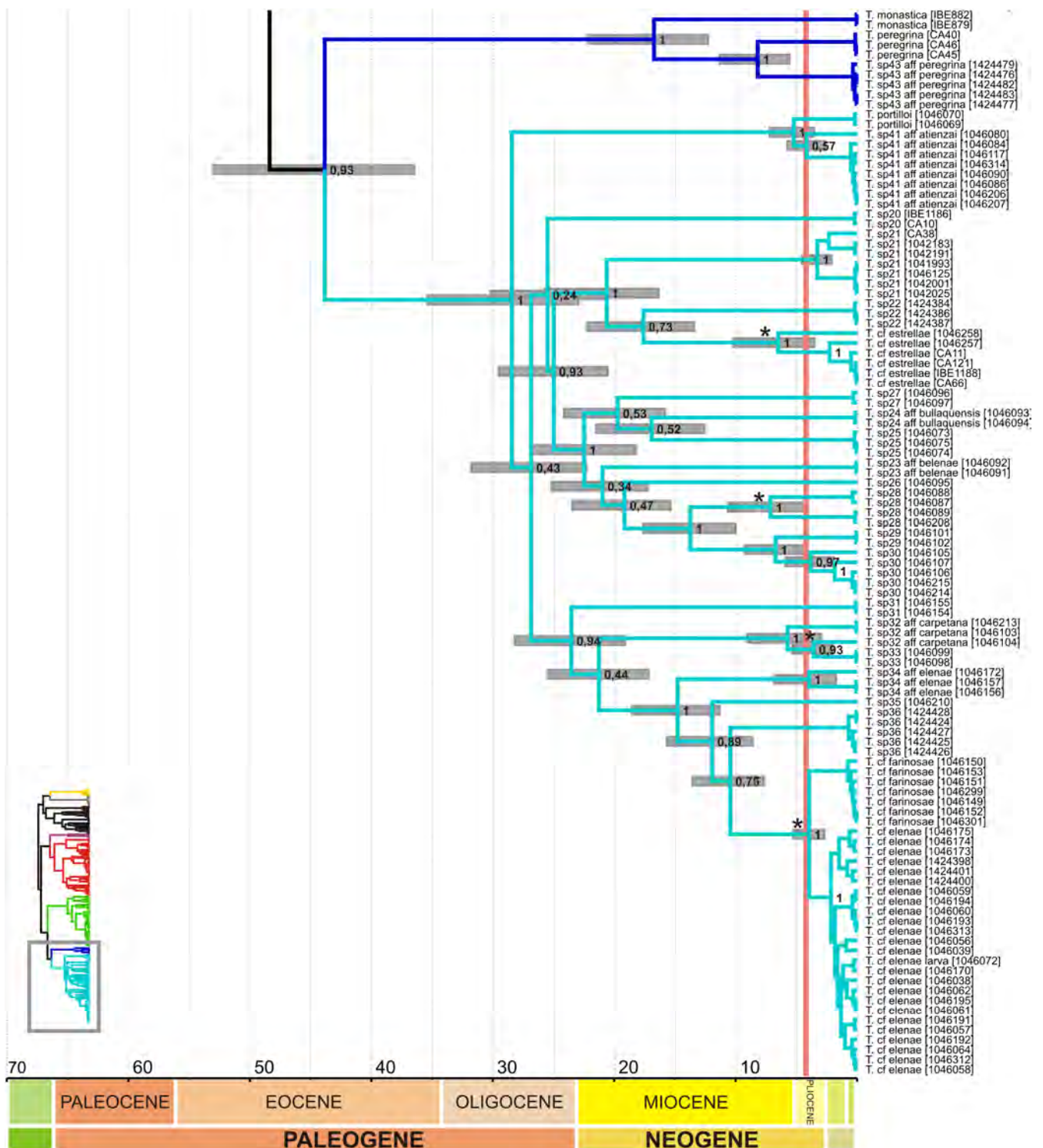


Fig.III. (Continuación.).

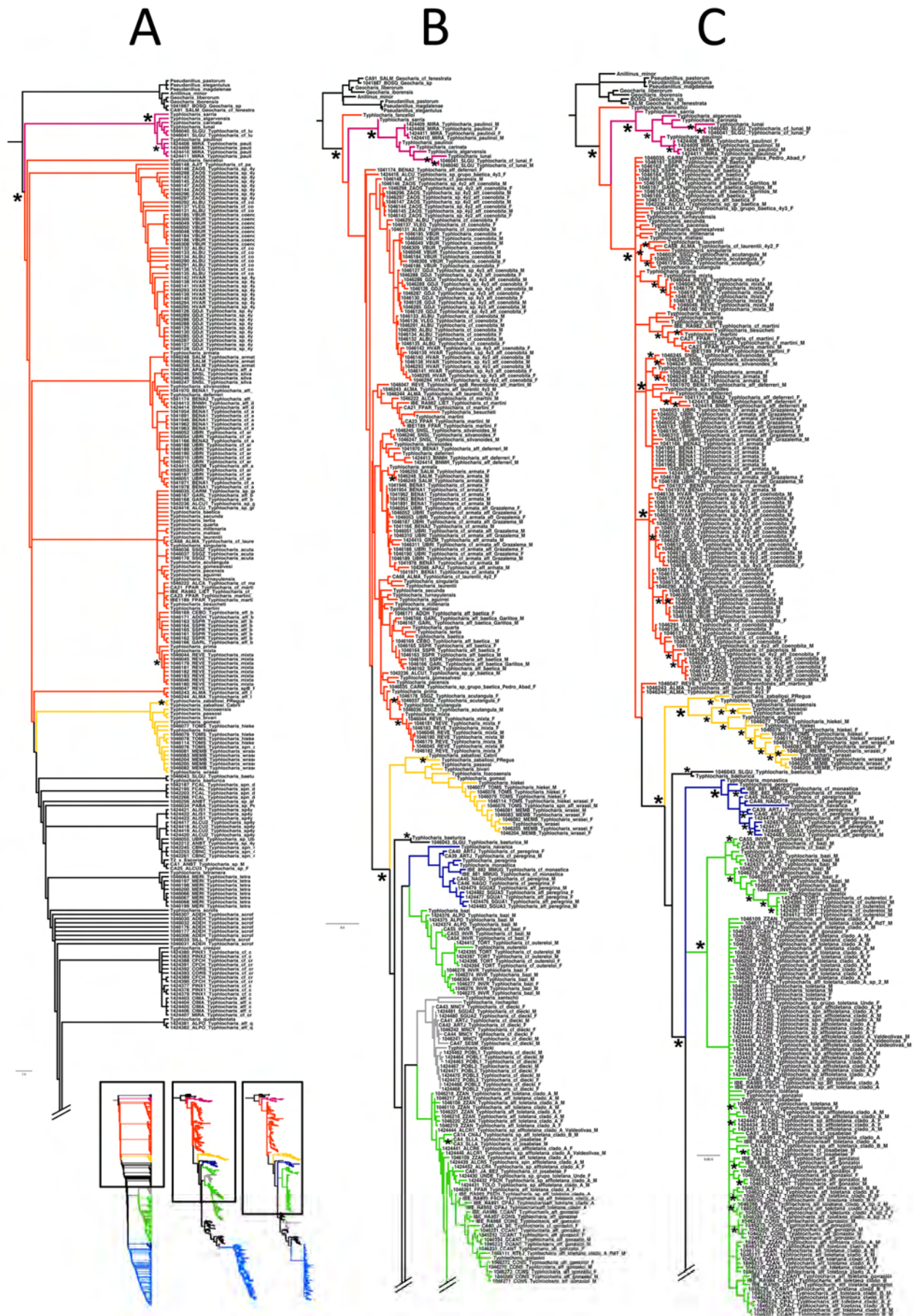


Fig. IV. Relaciones filogenéticas basadas en datos morfológicos, a partir del set de datos 2A (505 terminales + 8 *outgroups*). A.- Árbol MP (consenso estricto de 2 árboles, L: 2063, CI: 0,108; RI: 0,828). B.- Árbol ML. C.- Árbol BI. Los asteriscos indican los nodos bien soportados (MP, ML >85; BI >0,85).

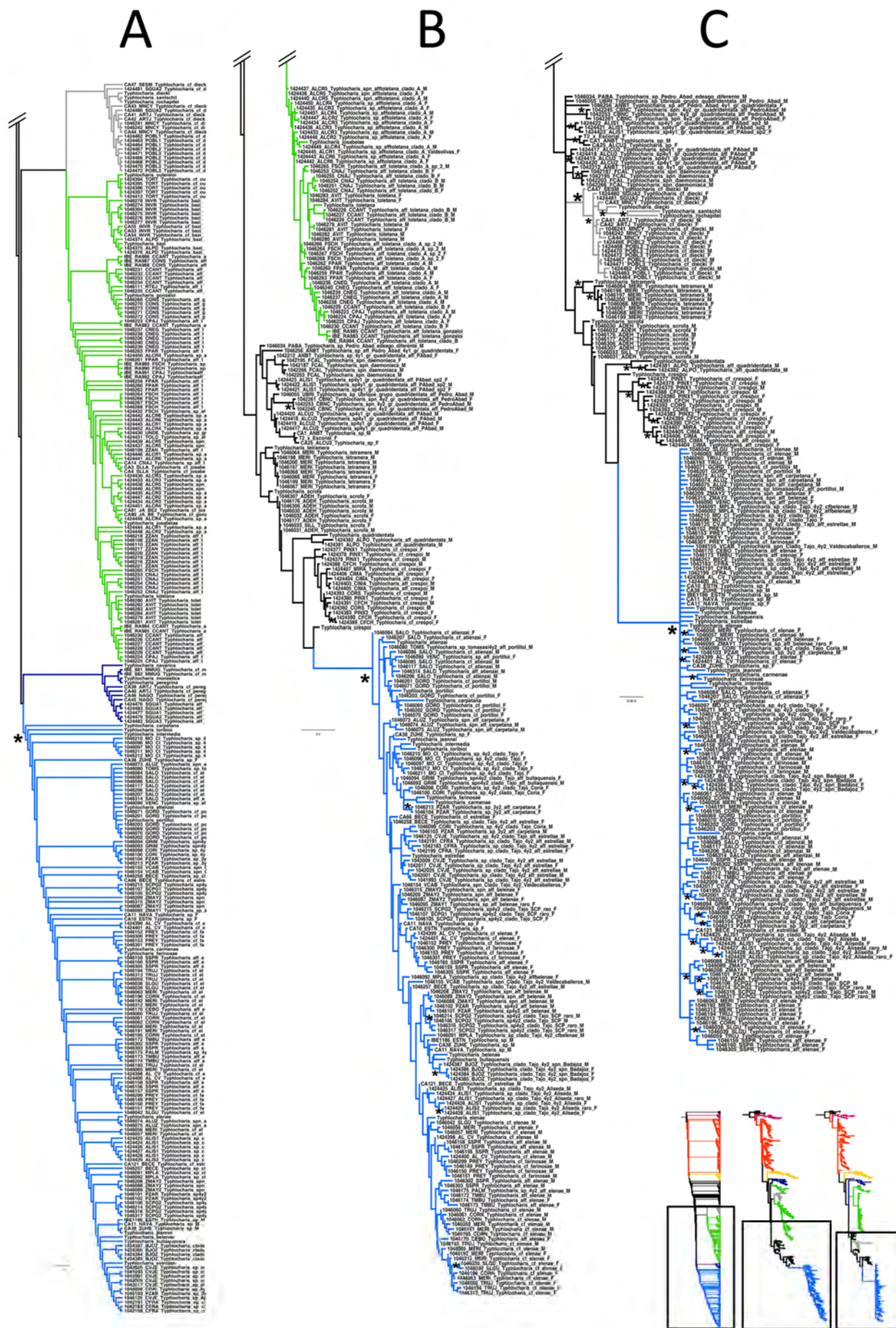


Fig. IV. (Continuación).

II.V. LÁMINAS DE EVOLUCIÓN DE LOS CARACTERES

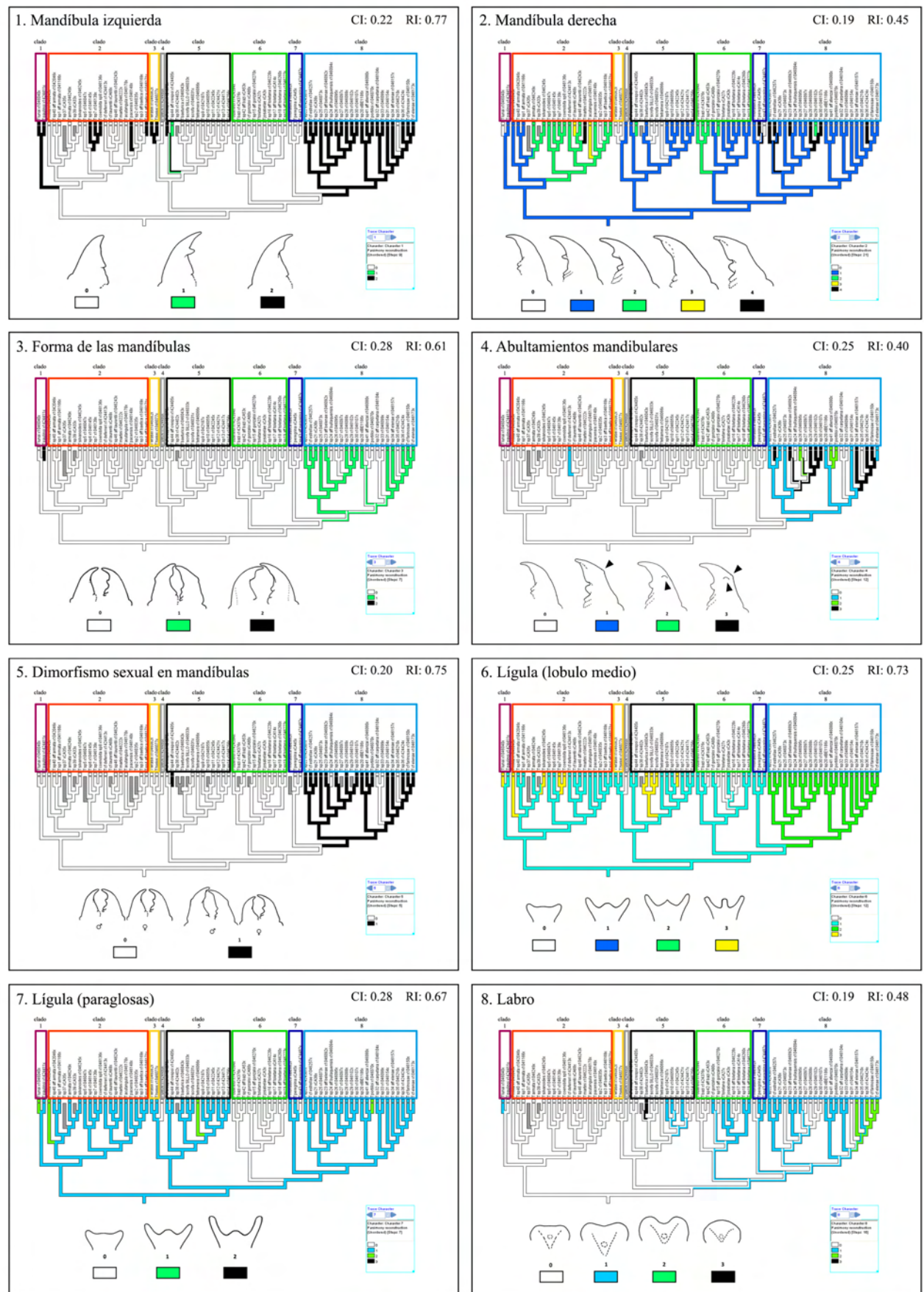


Lámina I. Evolución de los caracteres morfológicos utilizados en este trabajo e incluidos en la matriz (ver Apéndices II.I y II.II). Se muestra la reconstrucción de estados ancestrales para cada carácter, obtenida con Mesquite 3.06 (MADDISON & MADDISON, 2007), sobre el árbol ultramétrico bayesiano más similar al árbol de evidencia total (el 2º más favorecido por los factores de Bayes) obtenido a partir del set 1B (datos moleculares). Caracteres 1-8.

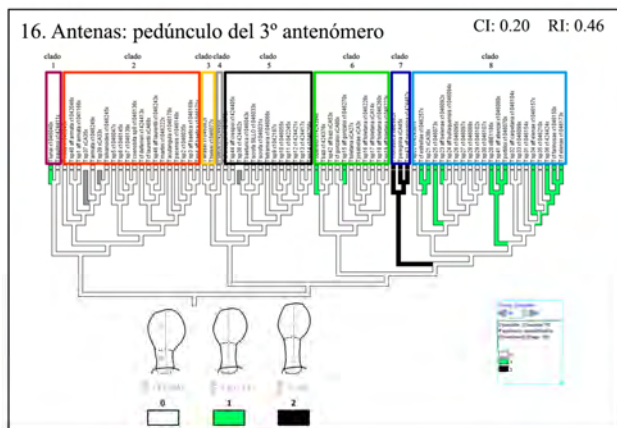
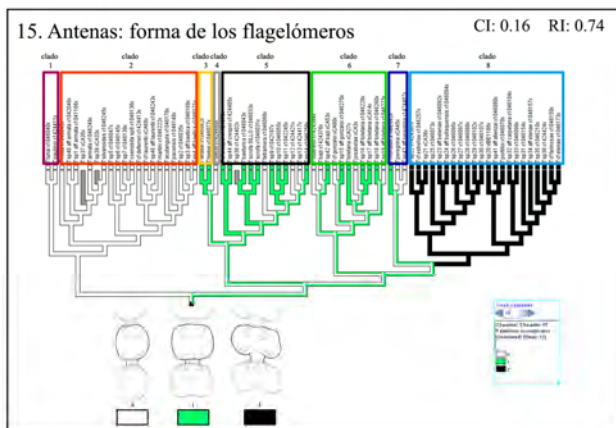
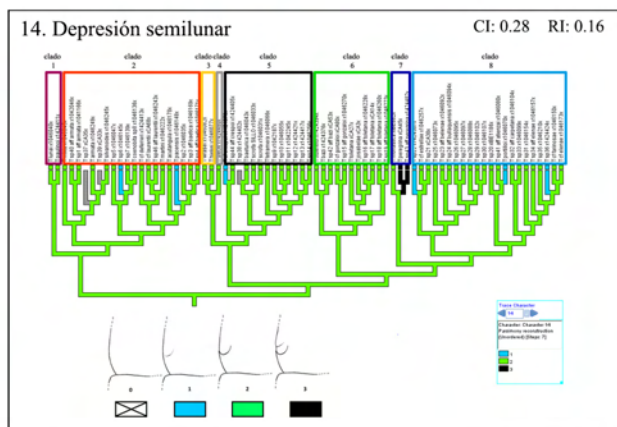
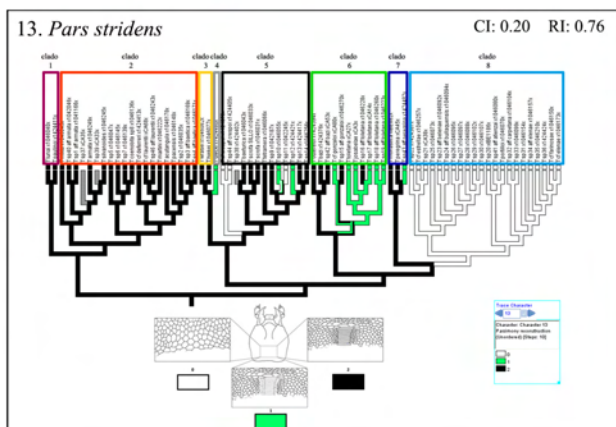
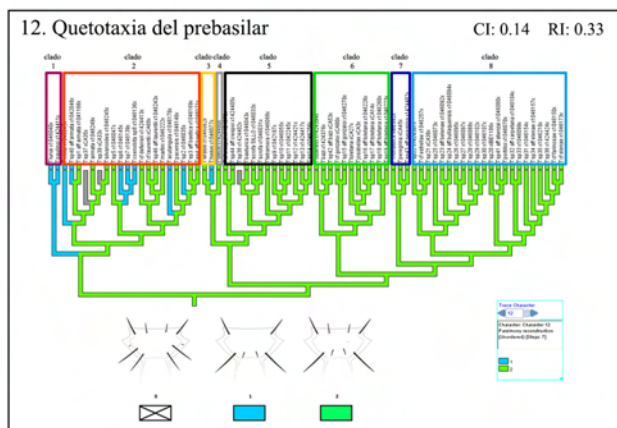
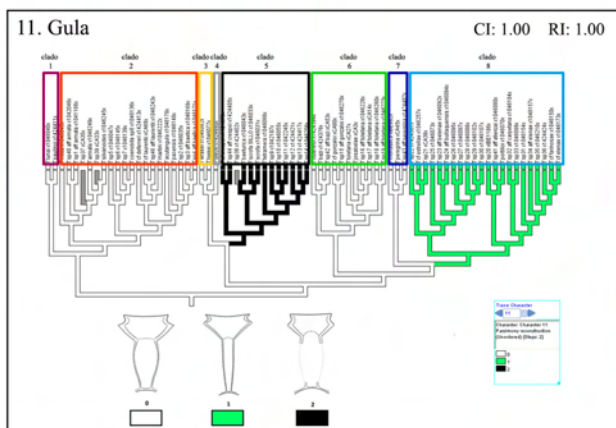
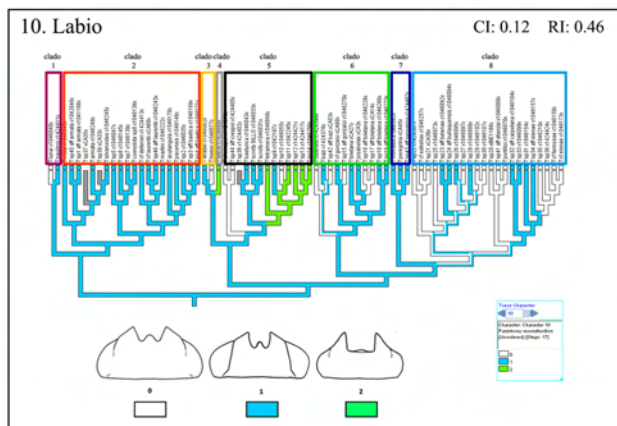
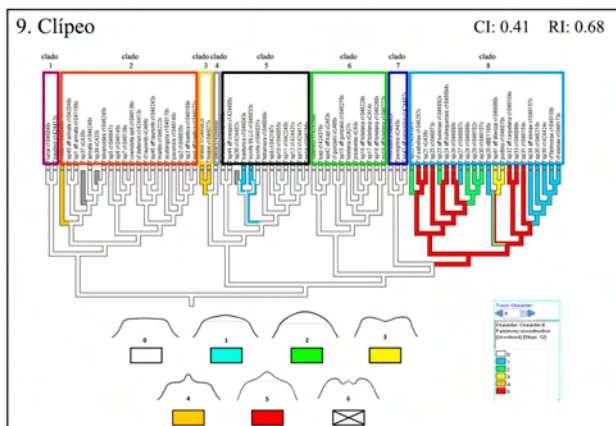
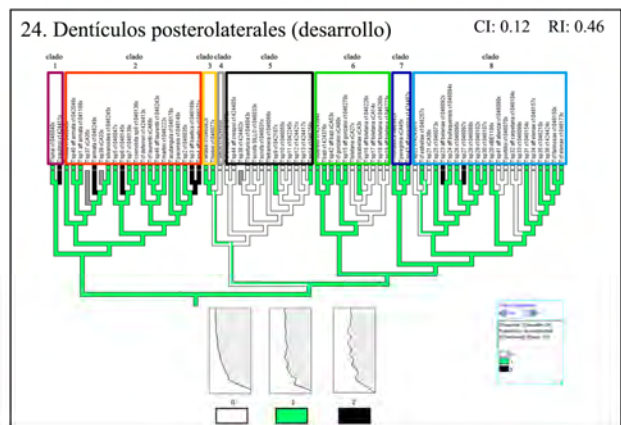
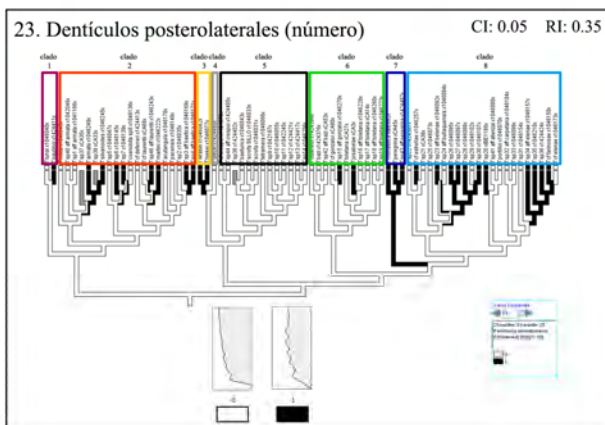
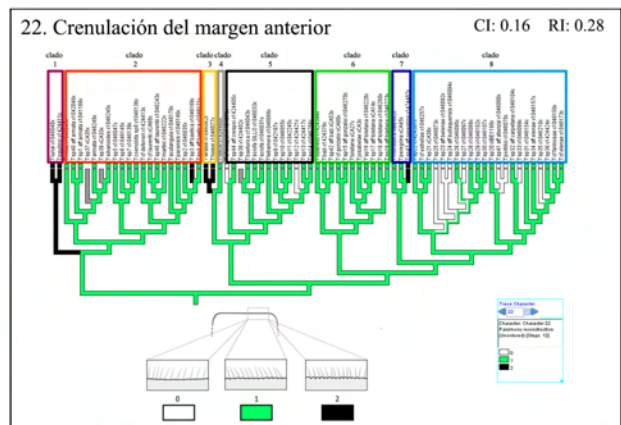
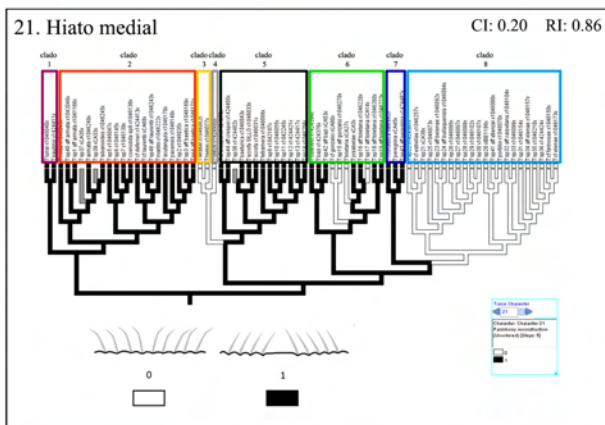
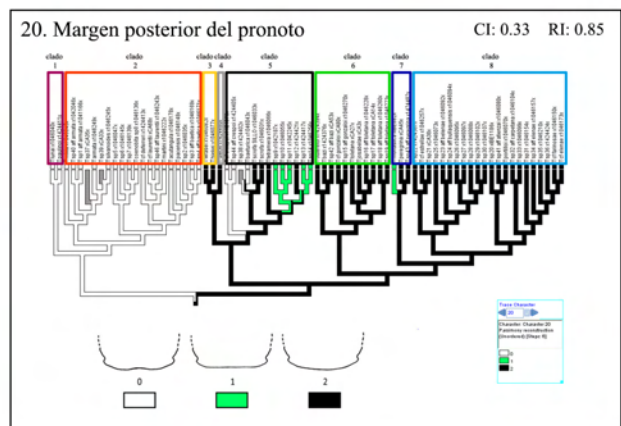
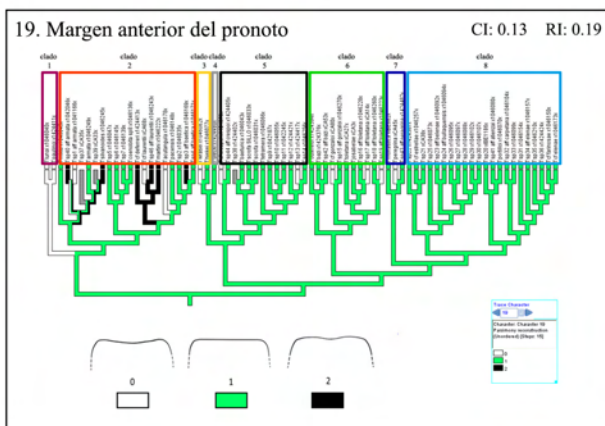
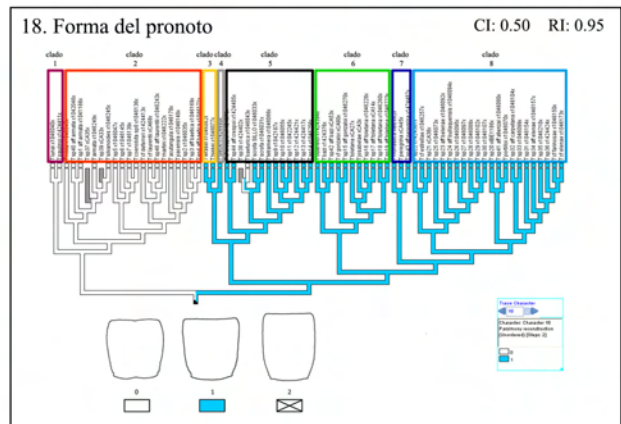
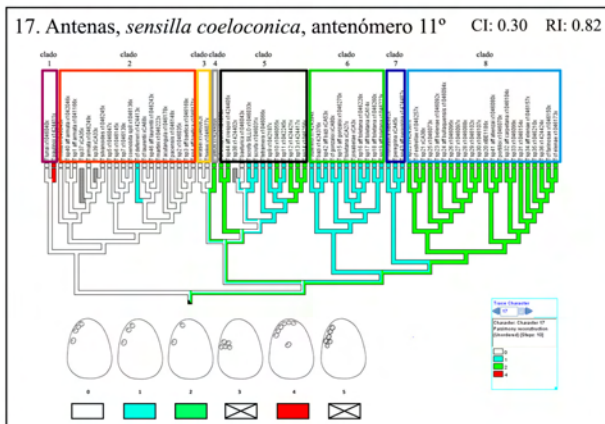


Lámina II. Caracteres 9-16



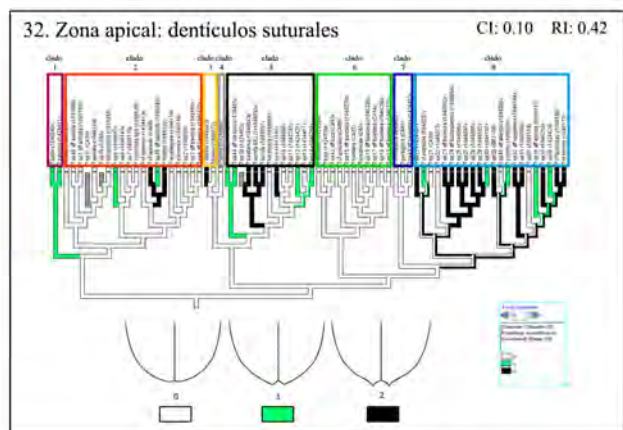
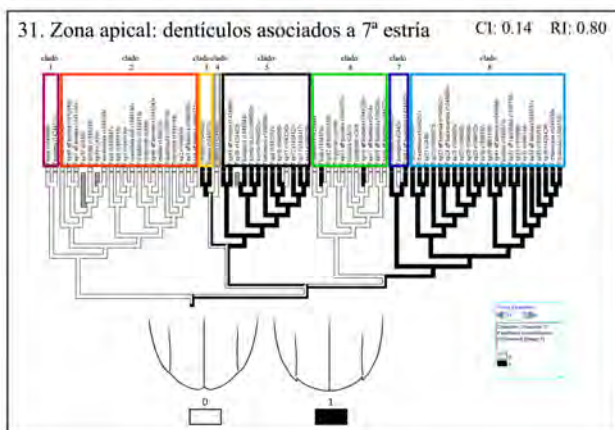
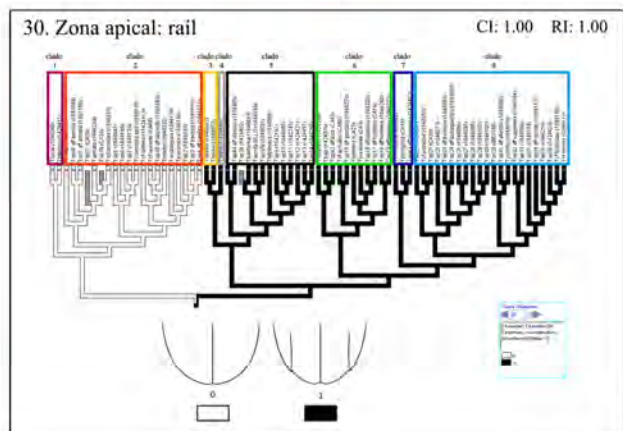
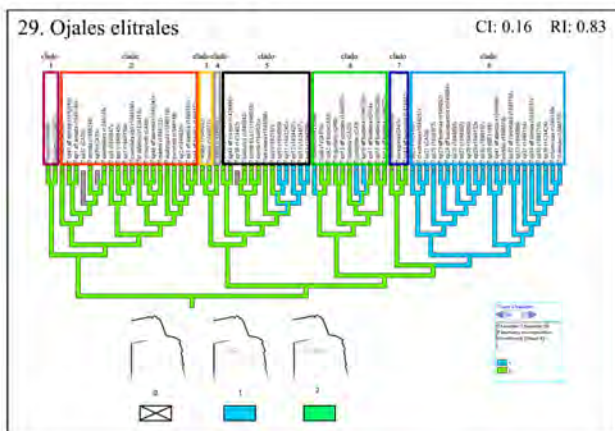
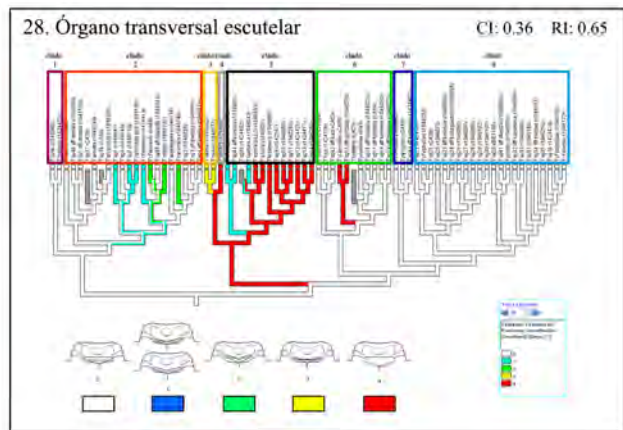
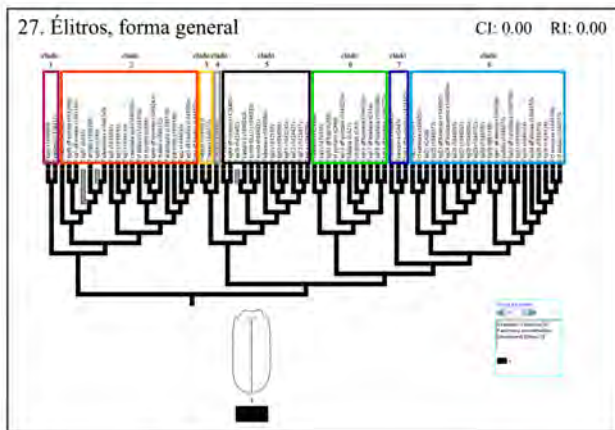
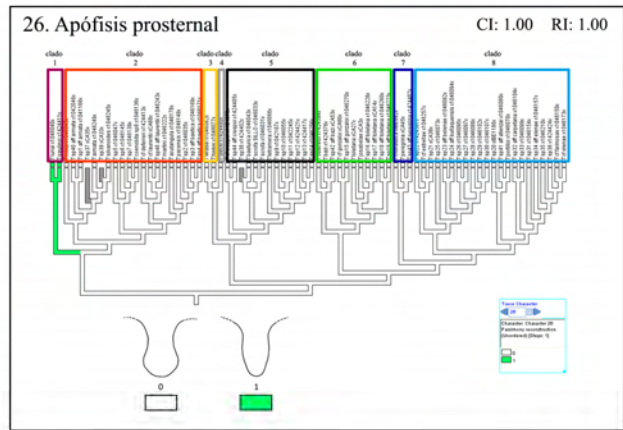
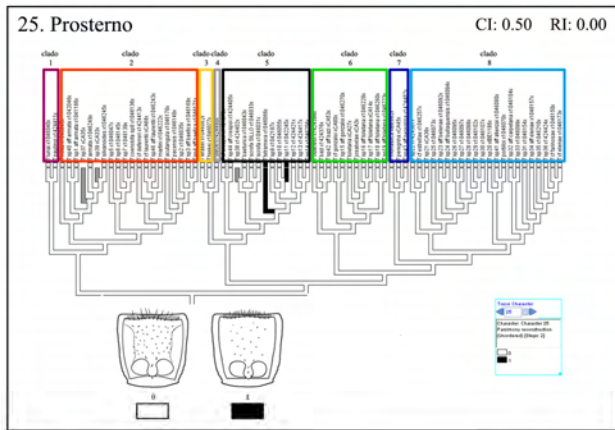


Lámina IV. Caracteres 25-32.

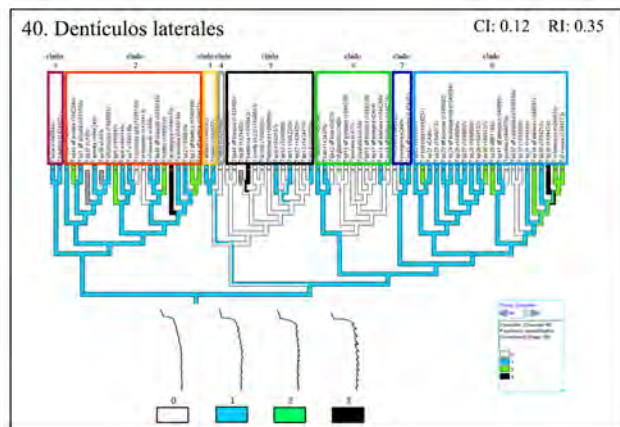
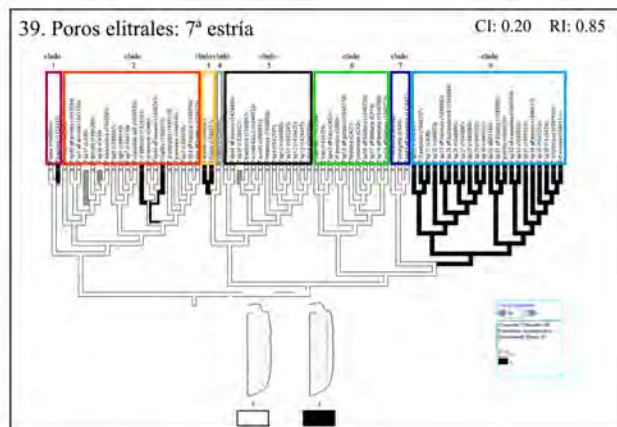
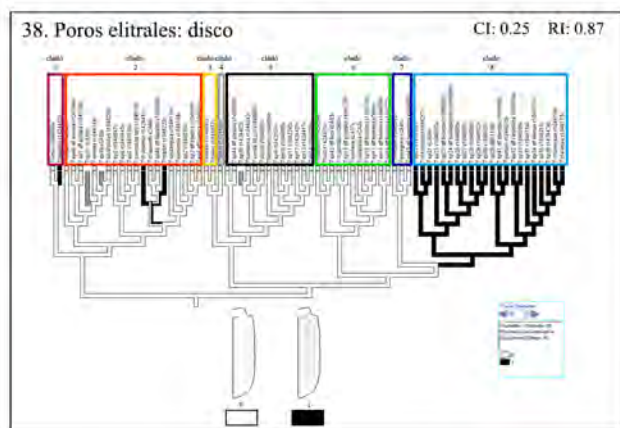
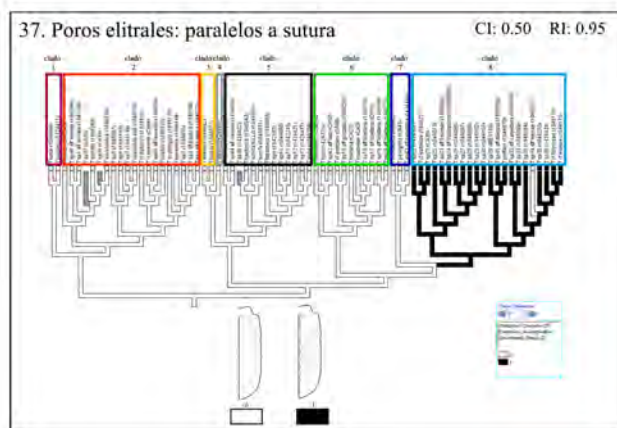
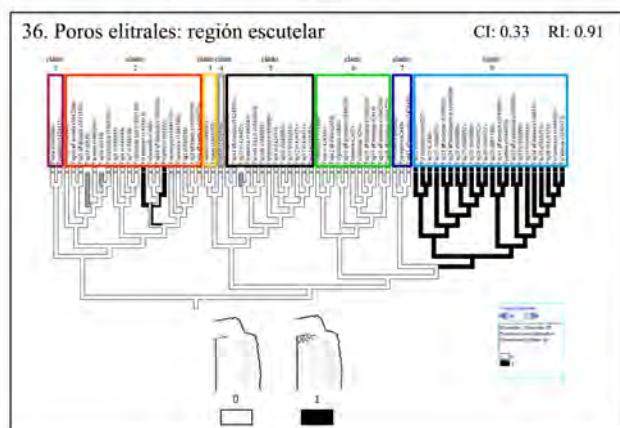
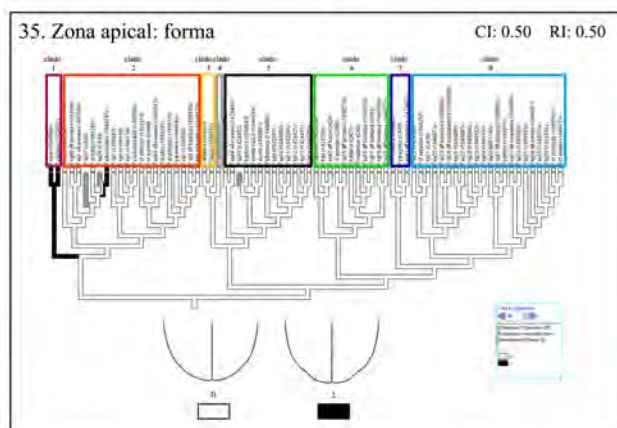
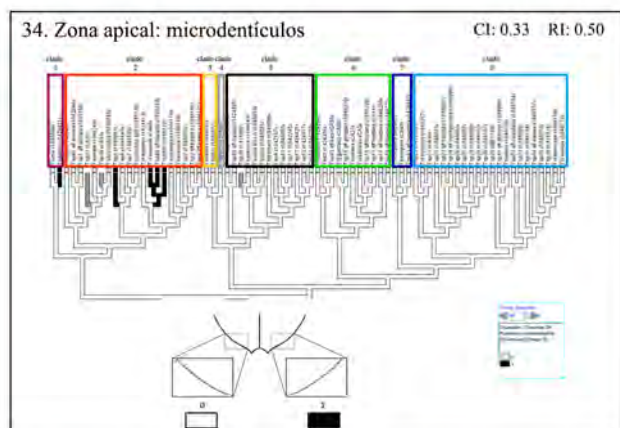
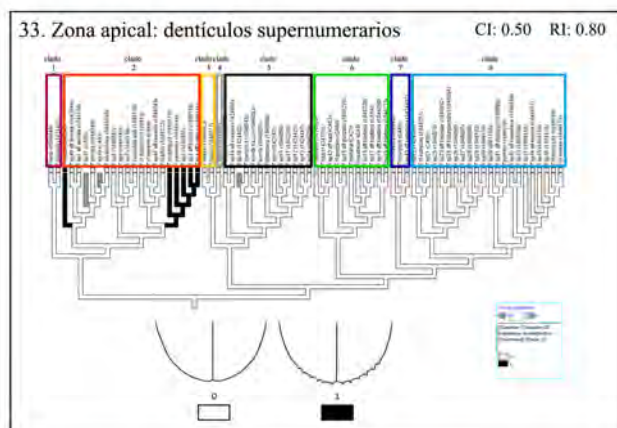
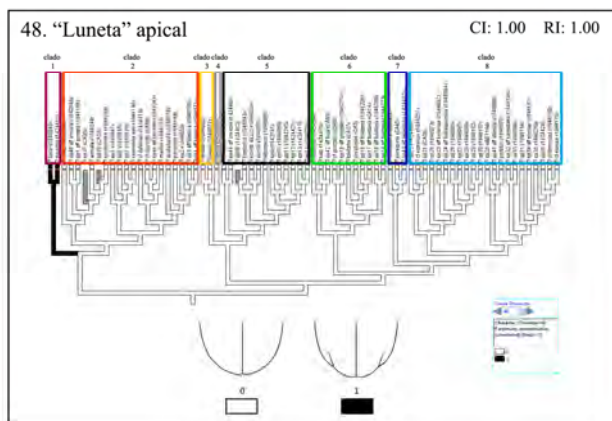
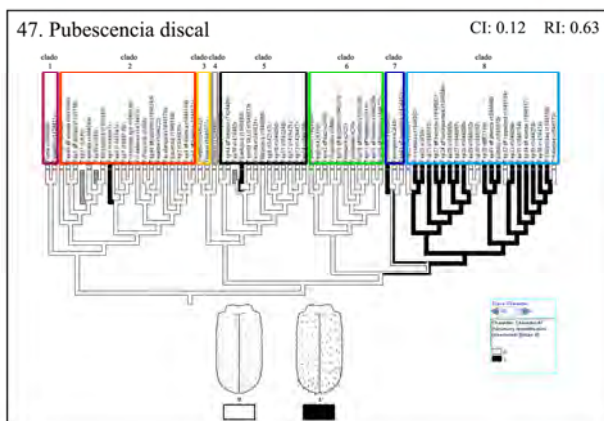
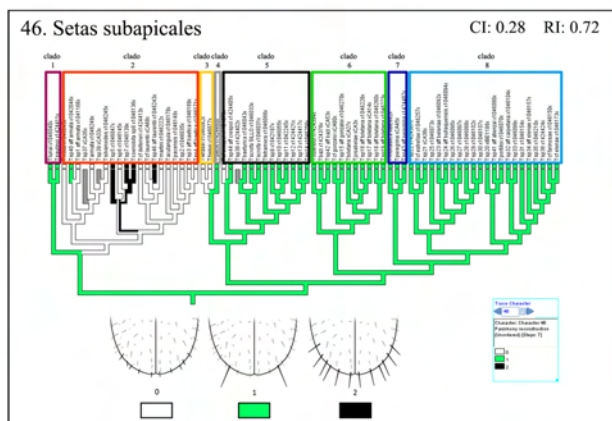
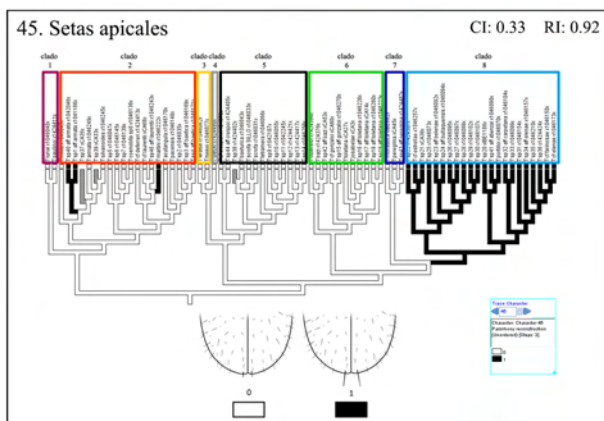
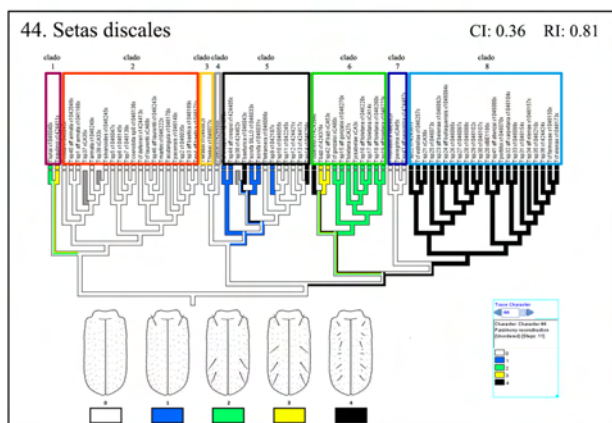
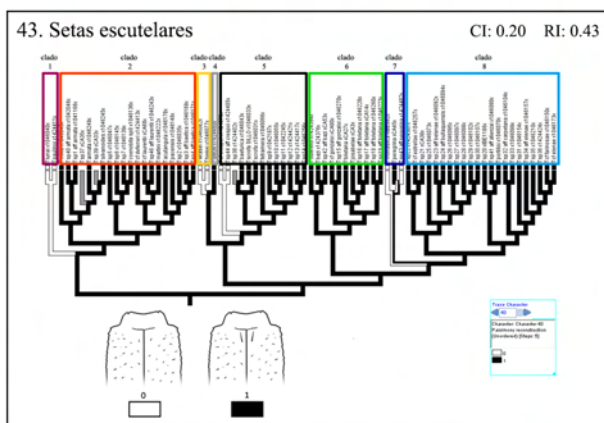
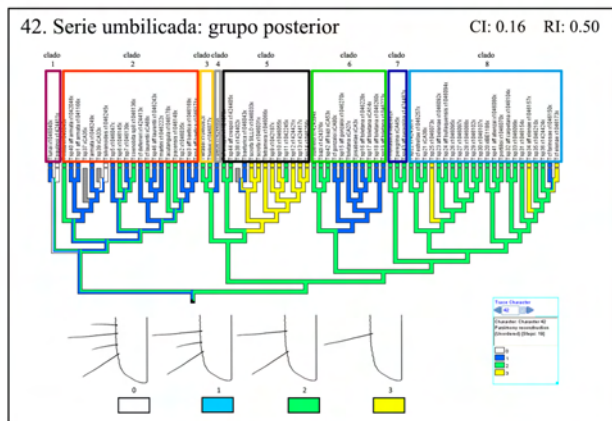
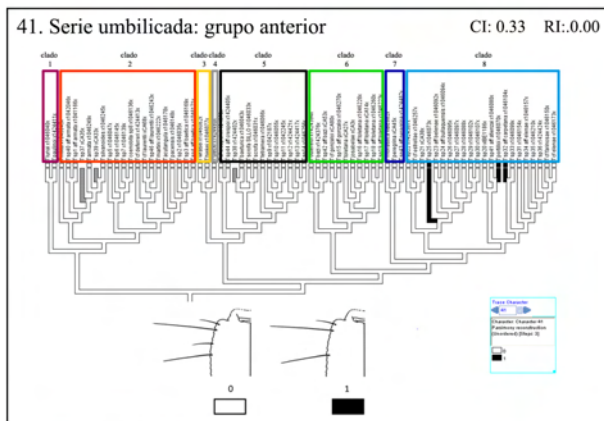


Lámina V. Caracteres 33-40.



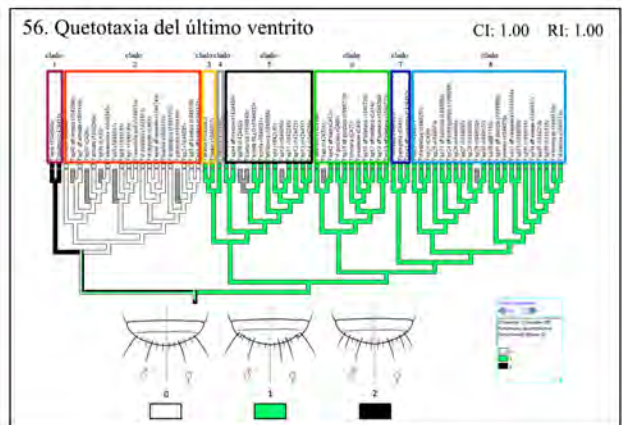
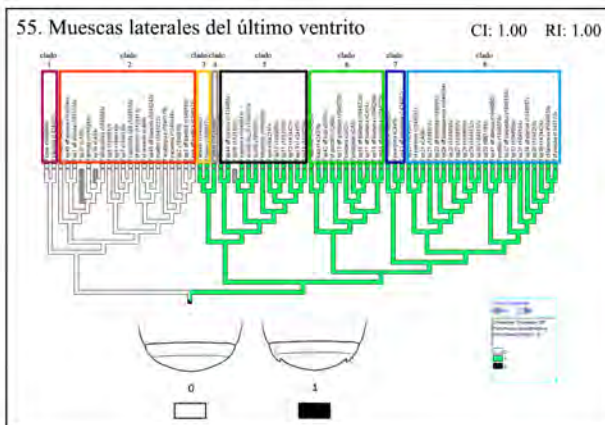
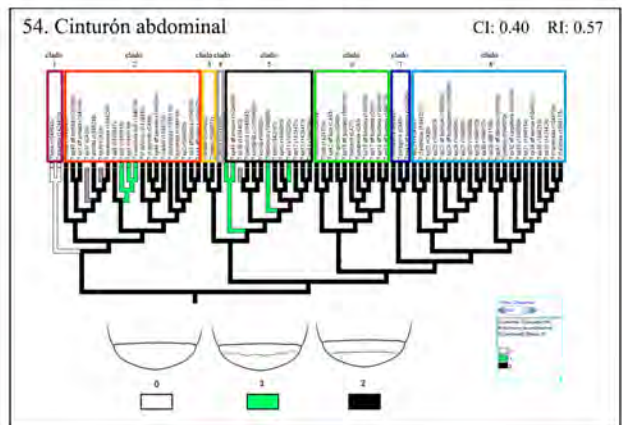
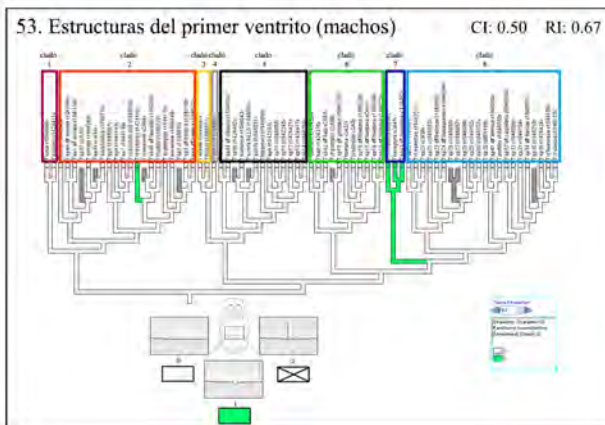
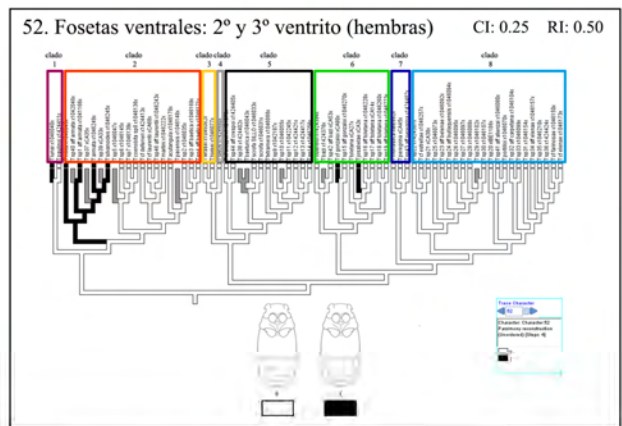
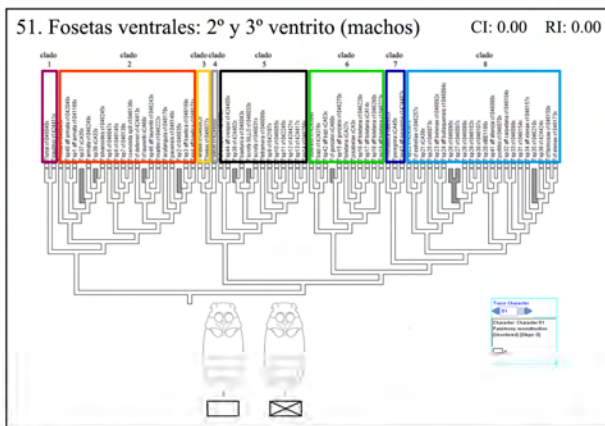
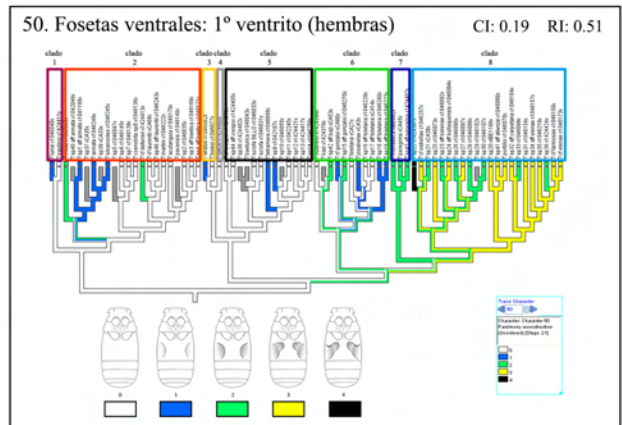
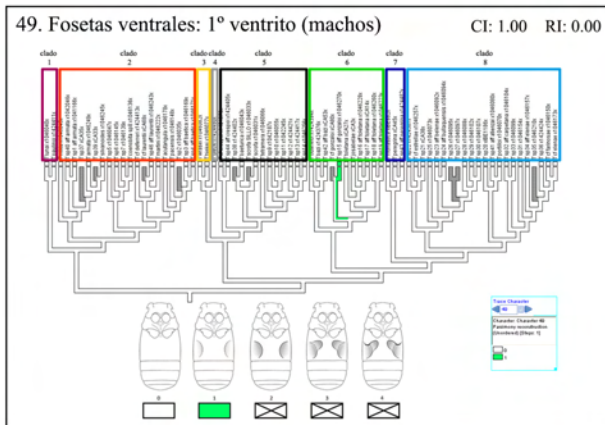


Lámina VII. Caracteres 49-56.

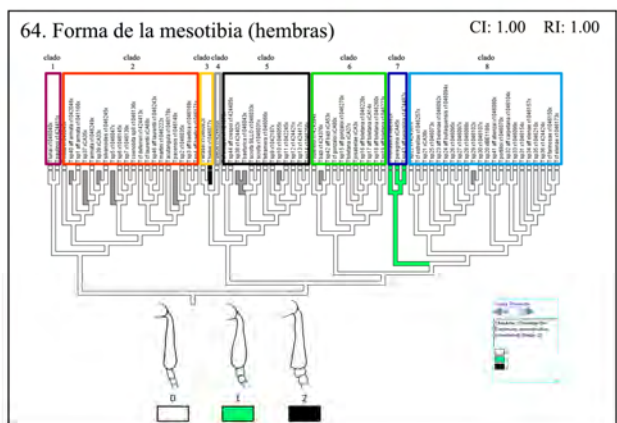
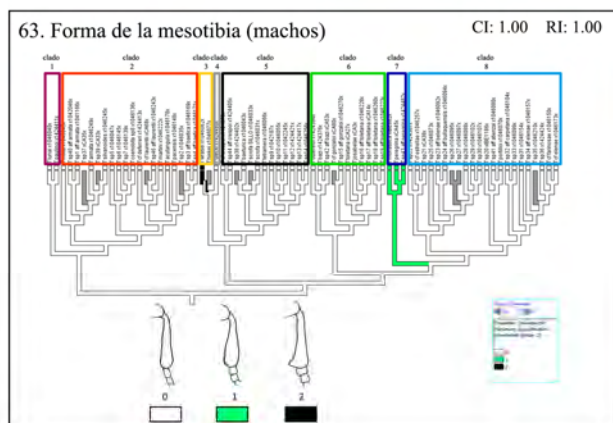
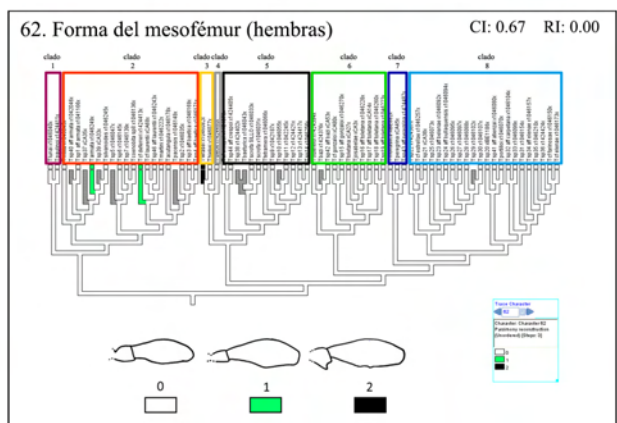
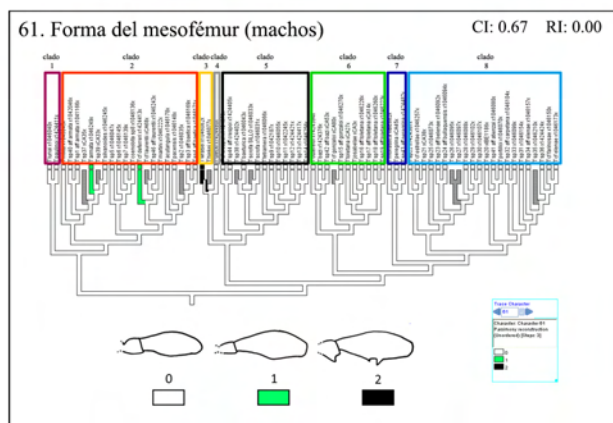
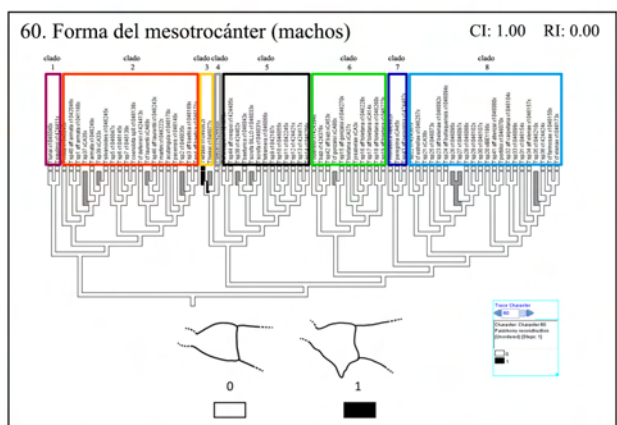
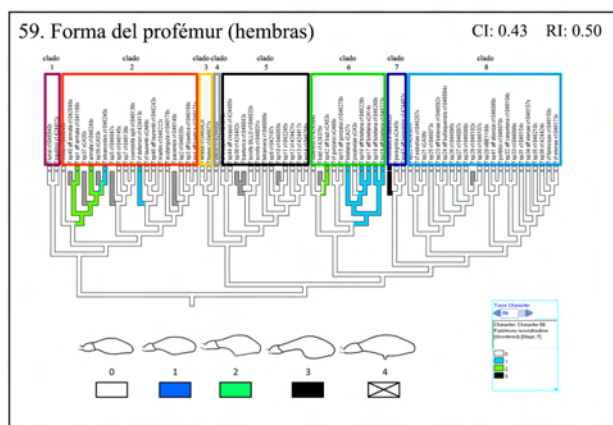
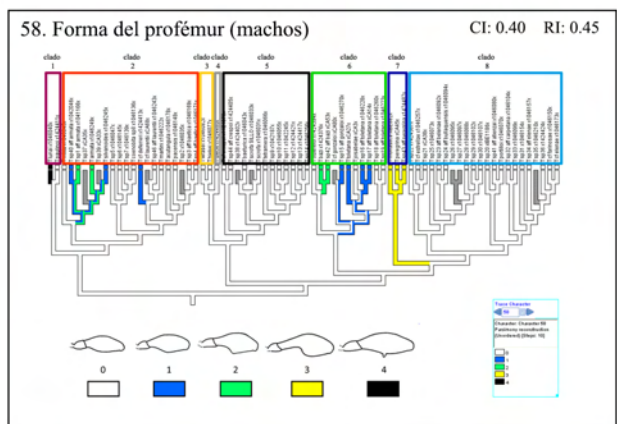
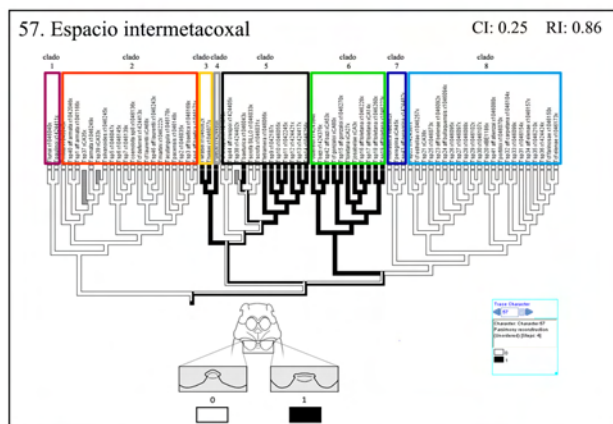


Lámina VIII. Caracteres 57-64.

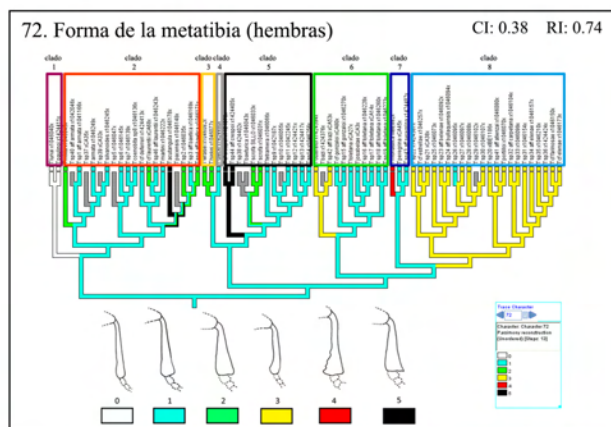
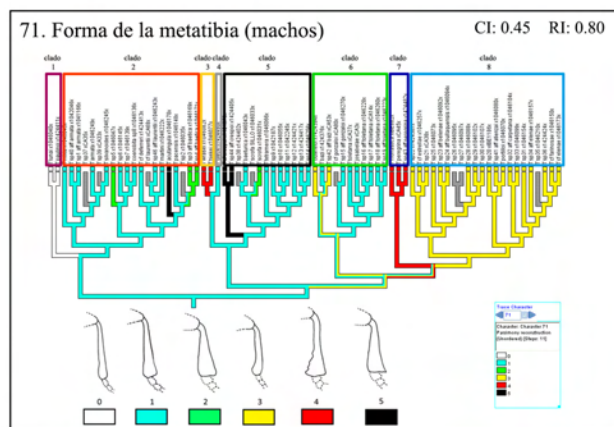
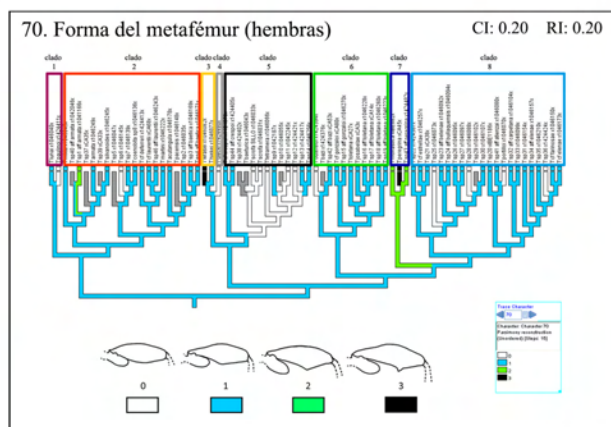
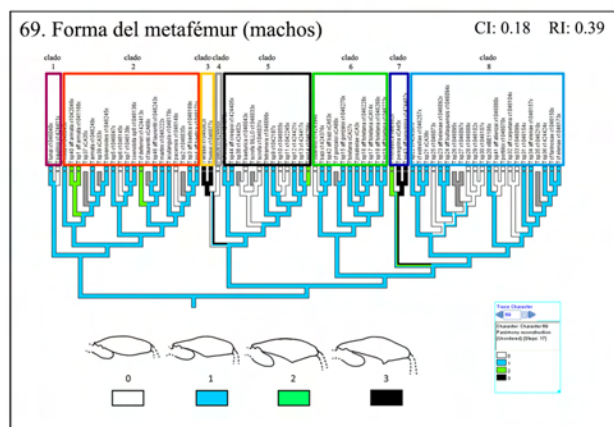
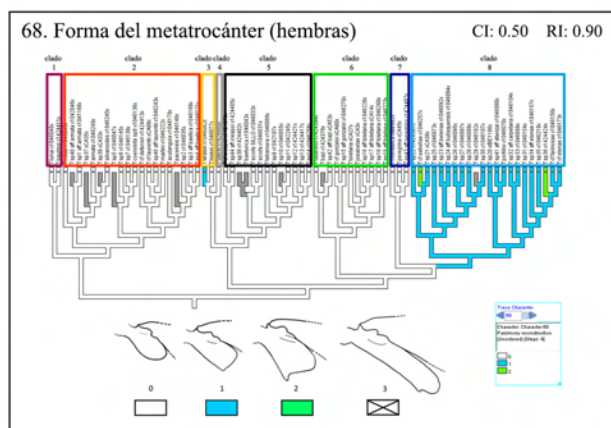
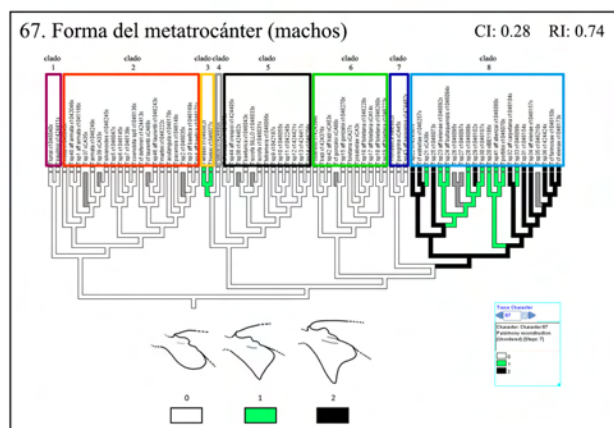
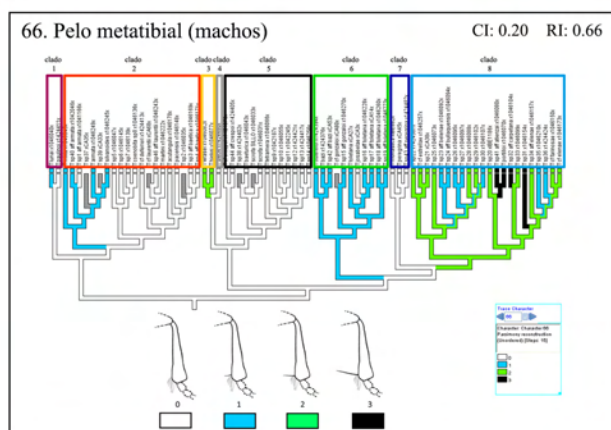
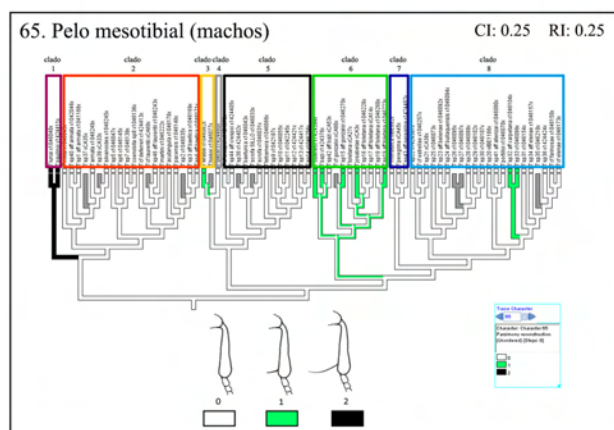


Lámina IX. Caracteres 65-72.

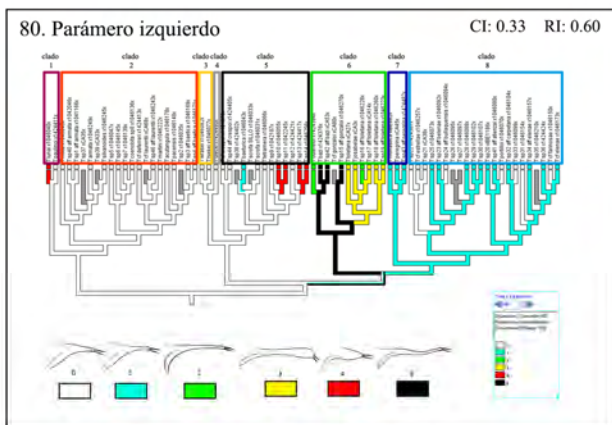
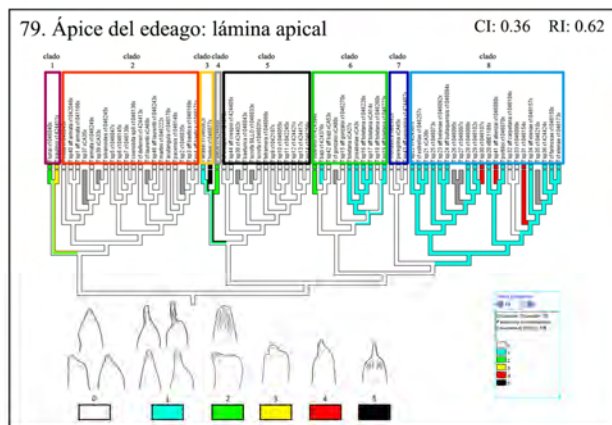
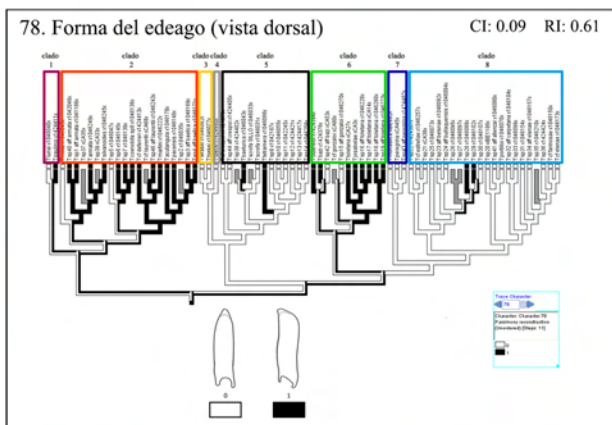
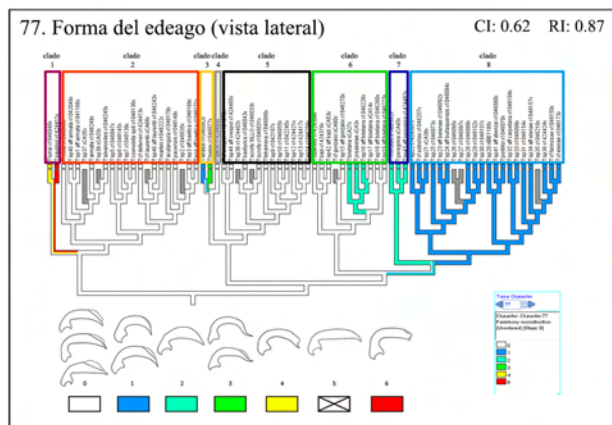
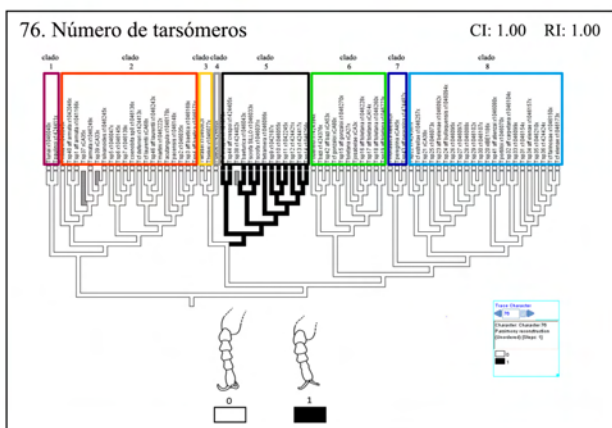
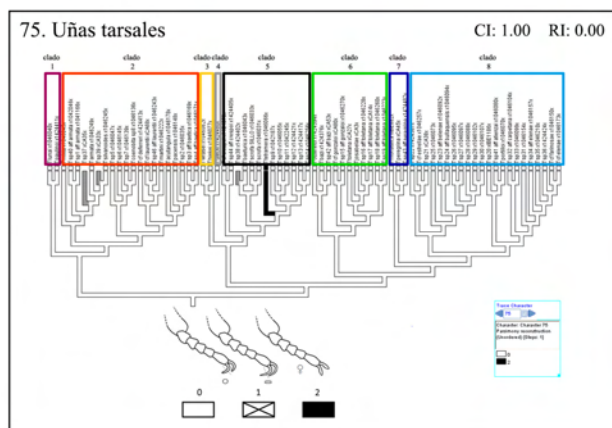
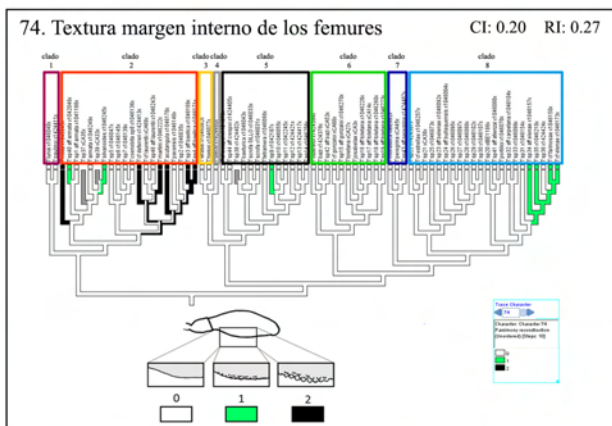
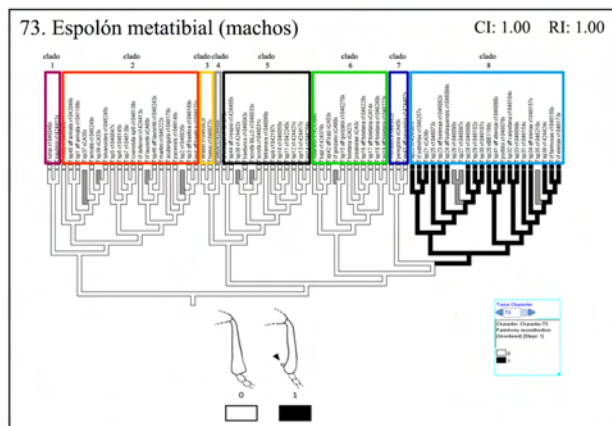


Lámina X. Caracteres 73-80.

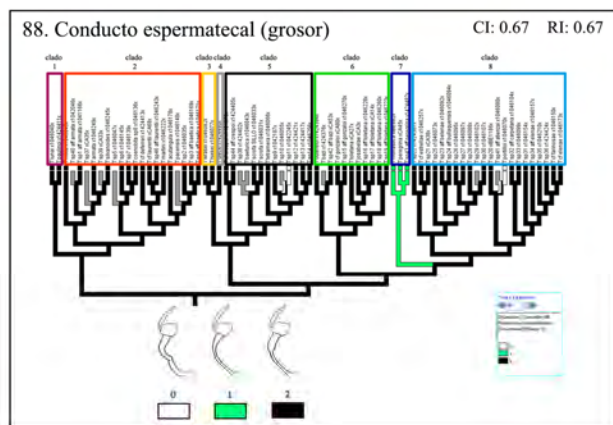
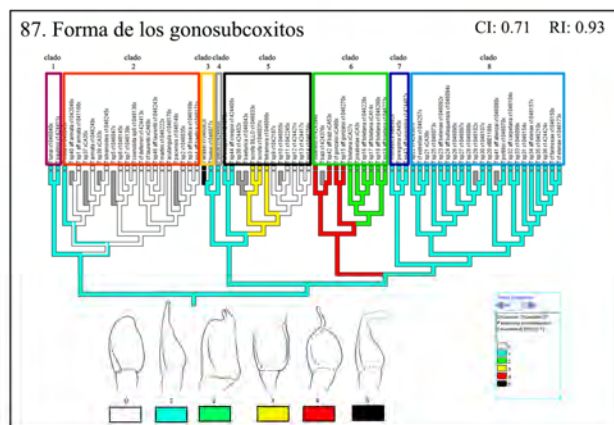
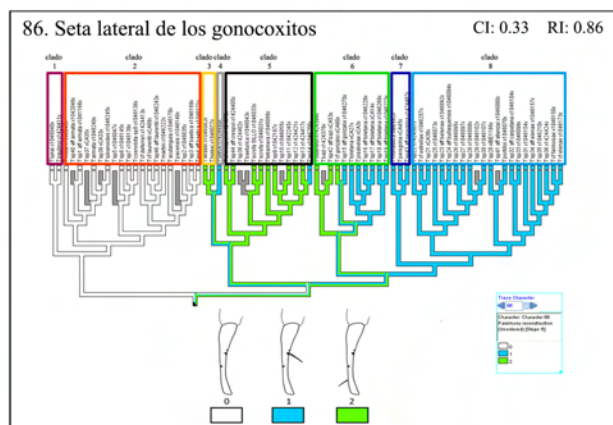
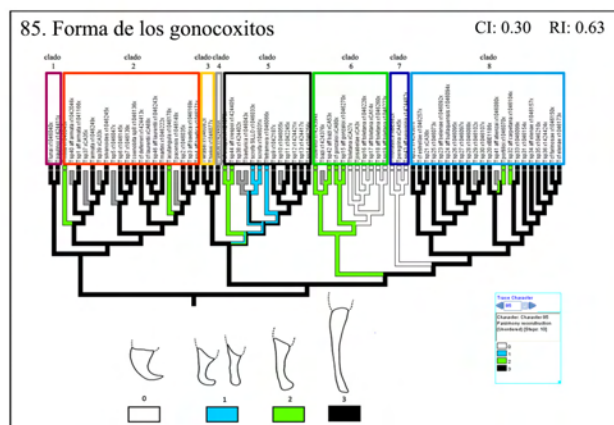
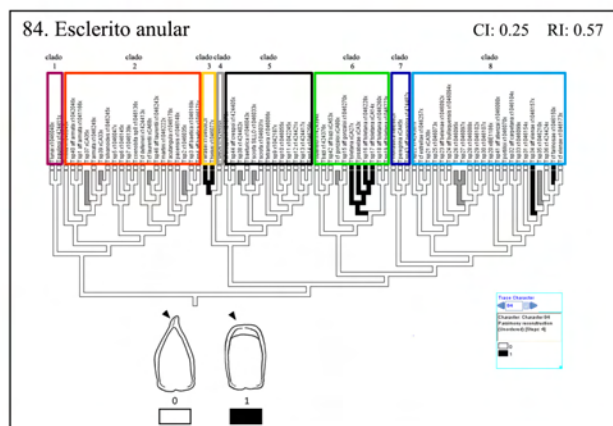
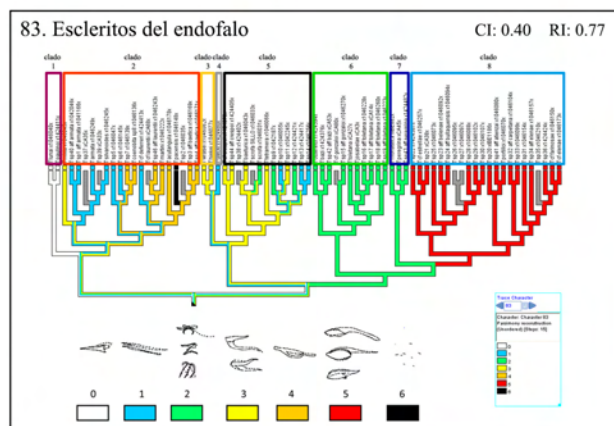
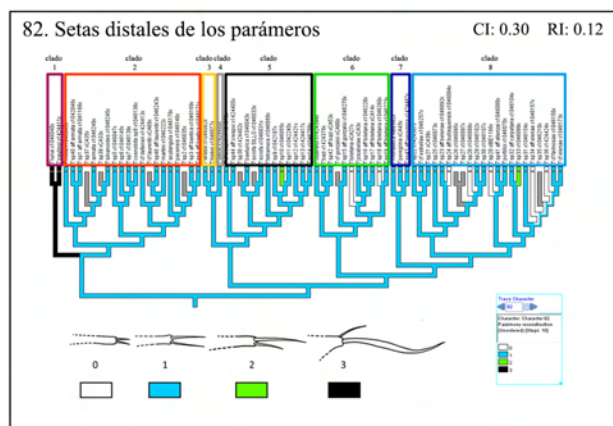
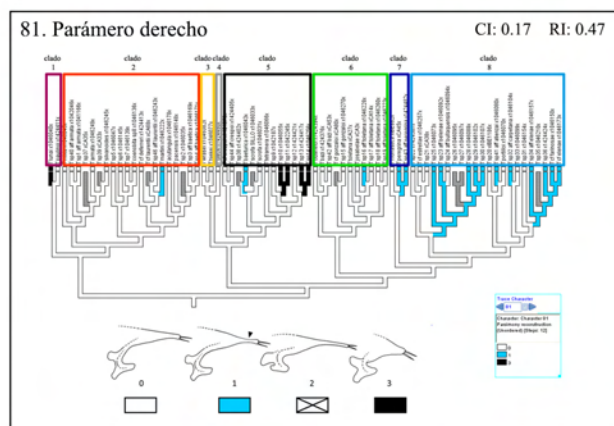


Lámina XI. Caracteres 81-88.

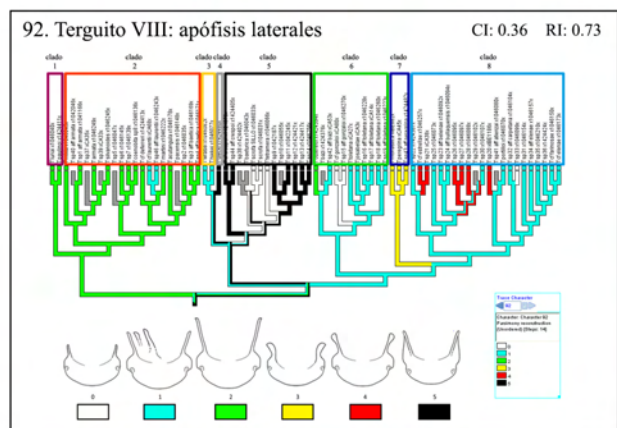
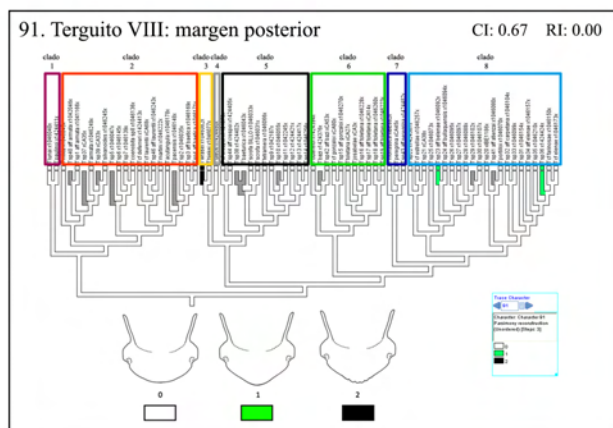
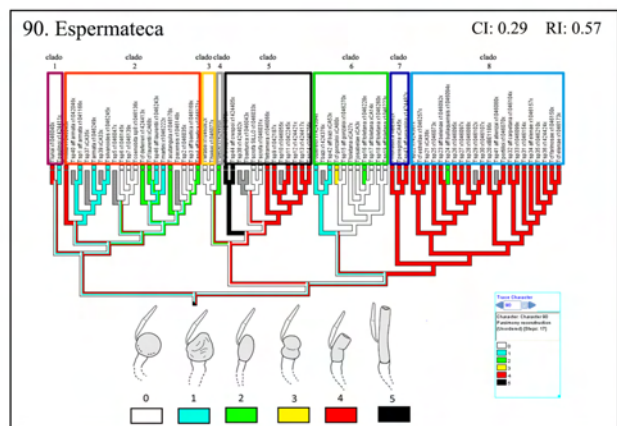
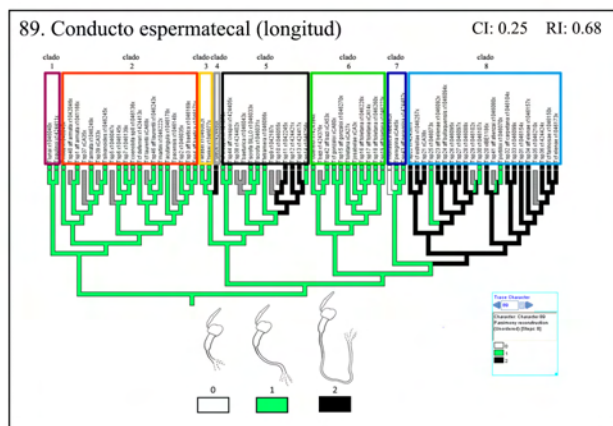


Lámina XII. Caracteres 89-92.

Apéndice III:

Artículos publicados

Re-description of two species of *Typhlocharis* (Coleoptera: Carabidae: Anillini) and revision of the models of female genitalia within the genus

SERGIO PÉREZ-GONZÁLEZ & JUAN P. ZABALLOS¹

Departamento de Zoología y Antropología Física, Facultad de Biología, Universidad Complutense de Madrid, 28040 Madrid.

E-mail: unlobogris@gmail.com, zaballos@bio.ucm.es

Corresponding author. E-mail: zaballos@bio.ucm.es

Abstract

Re-descriptions of *Typhlocharis santschii* Normand, 1915 and *T. quadridentata* (Coiffait, 1969) are presented, the only two species of the genus *Typhlocharis* for which female genitalia are still undescribed. The status of the material deposited in museums is updated for both species and a type series is established for *Typhlocharis santschii*. Morphological descriptions are increased, including ventral features barely or not used until now (morphology of the last ventrite and intermetacoxal space); two new morphological structures are presented: cephalic semilunar notch and medial hiatus in the anterior margin of pronotum. A nomenclature and the formula to describe setae forming rows are proposed. A comparative analysis of relevant morphological structures has been carried out across the whole genus. This allowed the study of morphological affinities of both species within the genus, with comments on the taxonomic affinities of both species with other of the genus and to comment on the taxonomic utility of features, other than the umbilicate series, for establishing relationships among species or species groups. The peculiar morphology of the gonocoxites of *T. quadridentata* and the revision of the different models of female genitalia within the genus led us to define six morphotypes of genitalia. The biogeographic implications of the atypical distribution of *T. santschii* are briefly discussed.

Key words: Carabidae, Anillini, *Typhlocharis*, re-descriptions, setae formula, new structures, unguiform gonocoxites, Tunisia

Resumen

Se presentan las re-descripciones de *Typhlocharis santschii* Normand, 1915 y *T. quadridentata* (Coiffait, 1969), las únicas especies del género *Typhlocharis* cuya genitalia femenina permanecía sin describir. Se actualiza la situación del material de ambas especies depositado en museos y se formaliza una serie típica para *Typhlocharis santschii*. Las descripciones morfológicas se amplían, incluyendo caracteres ventrales hasta ahora poco o nada valorados (morfología del último ventrito y espacio intermetacoxal), se presentan dos estructuras morfológicas inéditas: la depresión cefálica semilunar y el hiato medial del margen anterior del pronoto y se propone una nomenclatura y una fórmula para la designación de series de setas dispuestas en hileras u orlas. Se ha llevado a cabo un análisis comparado de diversas estructuras morfológicas con relevancia taxonómica. Ello permite estudiar las posibles afinidades morfológicas de ambas especies con otras del género y discutir la utilidad taxonómica de caracteres diferentes a la serie umbilicada para establecer relaciones entre especies y grupos de especies. La peculiar morfología de los gonocoxitos de *T. quadridentata* y la revisión de los diferentes modelos de genitalia femenina en el género permite reconocer seis morfotipos de genitalia. Se plantean brevemente las implicaciones biogeográficas de la distribución atípica de *T. santschii*.

Palabras clave: Carabidae, Anillini, *Typhlocharis*, re-descripciones, fórmula setas, nuevas estructuras, gonocoxitos unguiformes, Túnez

PÉREZ-GONZÁLEZ, S. & ZABALLOS, J.P. (2013a) Four new species of *Typhlocharis* (*baetica* group) (Coleoptera: Carabidae: Anillini) from southwestern Iberian Peninsula with notes on their biogeographical and morphological implications. *Systematic Entomology*, 38: 104–122.



Four new species of *Typhlocharis* (*baetica* group) (Coleoptera: Carabidae: Anillini) from southwestern Iberian Peninsula with notes on their biogeographical and morphological implications

SERGIO PÉREZ-GONZÁLEZ and JUAN P. ZABALLOS

Departamento de Zoología y Antropología Física, Facultad de Biología, Universidad Complutense de Madrid, Madrid, Spain

Abstract. Four new species of *Typhlocharis* (Carabidae: Anillini) are described from the southwest of the Iberian Peninsula, assigned to the *baetica* species group. *T. prima* sp.n., *T. secunda* sp.n. and *T. tertia* sp.n. (from La Palma del Condado, Huelva, Spain) are syntopic, and *T. quarta* sp.n. (from Barrancos, Beja, Portugal) is the first species of the group with umbilicate series 4 + 4. They represent, respectively, the southernmost and westernmost distribution data for the group. The *baetica* group remains well defined and includes ten species. The diagnosis is simplified, with the confirmation that many morphological features characteristic of this group are widespread within the genus. The defining character is the presence of denticles in apical margin of elytra, not associated to the seventh stria or to the elytral suture. The new species provide morphological data that suggest the *baetica* and *silvanoides* groups are closely related. Distribution of both groups in the south of the Iberian Peninsula and the presence of morphological characters that are considered plesiomorphic are coherent with the hypothesis of betic-riffain origin of the genus. They also support the hypothesis of easy alteration of the umbilicate pattern between closely related species and the independent origin of apical denticles in the group compared with those present in other species of the genus. The presence of three well-differentiated size ranges in syntopic populations suggest ecological diversification to avoid interspecific competition.

Introduction

Typhlocharis is a genus of small endogean carabid beetles (Anillini: Typhlocharina), including 52 species distributed throughout the Iberian Peninsula and North Africa (Pérez-González & Zaballos, 2012). Nowadays it is the most diversified Anillini group of the Mediterranean region (Ortúño & Gilgado, 2011).

The current definition of species groups is based on morphological characters (Zaballos & Ruiz-Tapiador, 1997; Zaballos & Wrase, 1998). The actual phylogenetic relationships within the genus are still unknown. However, it is probable that some of the considered species groups represent true clades.

Correspondence: Sergio Pérez-González, Departamento de Zoología y Antropología Física, Universidad Complutense de Madrid, C/ Jose Antonio Novais, 12, Madrid, Spain. E-mail: unlobogris@gmail.com

One of the groups with higher biogeographical and morphological coherence is the *baetica* group, with six species (*T. baetica* Ehlers, 1883; *T. pacensis* Zaballos & Jeanne, 1987; *T. aguirrei* Zaballos & Banda, 2001; *T. millenaria* Zaballos & Banda, 2001; *T. furnayalensis* Zaballos & Banda, 2001; and *T. matias* Zaballos & Banda, 2001). It is recognized by the presence of many (more than two) pairs of denticles in the apical margin of elytra, but they are not associated to the seventh stria or to the median suture, as found in all the other species of *Typhlocharis* with some kind of apical teeth.

The knowledge on this group is summarized in three works: description of *T. baetica* (Ehlers, 1883), description of *T. pacensis* (Zaballos & Jeanne, 1987) and the revision by Zaballos & Banda (2001). The information given by Zaballos & Banda (2001) can be summarized in four points: (i) all the species in the group are essentially similar in their morphology

PÉREZ-GONZÁLEZ, S. & ZABALLOS, J.P. (2013b) Antennal morphology of the endogean carabid genus *Typhlocharis* (Coleoptera: Carabidae: Anillini): description of sensilla and taxonomic implications. *Journal of Morphology*, 274: 809–823.

JOURNAL OF MORPHOLOGY 274:809–823 (2013)

Antennal Morphology of the Endogean Carabid Genus *Typhlocharis* (Coleoptera: Carabidae: Anillini): Description of Sensilla and Taxonomic Implications

Sergio Pérez-González* and Juan P. Zaballos

Departamento de Zoología y Antropología Física, Facultad de Biología,
Universidad Complutense de Madrid, Madrid 28040, Spain

ABSTRACT The antennal morphology and chaetotaxy were studied in 52 species of the endogean carabid genus *Typhlocharis*, using scanning electron microscopy and light microscopy. The antennae are composed of 11 antennomeres (scape, pedicel, and nine flagellomeres). We found considerable variation between species in the third antennomere, with short-stem and long-stem forms, and flagellomere morphology, distinguishing two morphs: rounded (subovoid, subspheric and subquadrate, morph 1) and reniform shapes (morph 2). Antennal sensilla are grouped in six types of *sensilla trichodea*, three types of *sensilla basiconica*, one type of *sensilla coeloconica*, and one type of *sensilla campaniformia*. The distribution of sensilla along the antennomeres is described. The “rings” of trichoid sensilla in the antennomere body are affected by its shape and there is interspecific variation in the pattern of *sensilla coeloconica* in antennomere 11*, a novelty for the genus. The types of sensilla found in *Typhlocharis* are compared to those described in other Carabidae and the potential functionality and taxonomic interest of those variable antennal features are discussed. A correlation between the flagellomere morphology and the presence/absence of a stridulatory organ is suggested. The study also allowed comparing the observation of antennal features by SEM and light microscopy. *J. Morphol.* 274:809–823, 2013. © 2013 Wiley Periodicals, Inc.

KEY WORDS: antennae; morphology; sensilla; Carabidae; *Typhlocharis*; microscopy

INTRODUCTION

The genus *Typhlocharis* Dieck, 1869 (Coleoptera, Carabidae, Trechinae, Anillini) is the most diverse endogean carabid of the Mediterranean region. It is distributed throughout the Iberian Peninsula and North Africa (Morocco and Tunisia). There are 56 species currently recognized (Pérez-González and Zaballos, 2013); all of them characterized by numerous adaptations to the endogean environment, such as tiny size (ranging between 0.9 and 2.9 mm), elongate, depressed, rectangular-shaped body, lack of pigmentation, anophthalmia or extensive development of sensorial setae, especially those of the elytral umbilicate series (Jeannel, 1937). Despite the number of species described in

the last 30 years has increased almost exponentially (Zaballos and Pérez-González, 2010; Ortuño and Gilgado, 2011), several morphological aspects with potential taxonomic value had received little attention or remain unconsidered within the genus (Pérez-González and Zaballos, 2012).

Typhlocharis inhabits the uppermost horizon of soil (horizon A), with the highest percentage of organic matter and the soil horizon below that (horizon B), with a higher percentage of clay, sand, and other mineral components (Ortuño, 2000) from 10 to 50 cm deep, and frequently under big, deeply buried boulders. Most of the species' ecology or environmental preferences are still unknown, but they appear to be strongly conditioned to soil humidity and it is known they can bear long periods (more than 30 days) completely submerged in water (Ortuño, 2000; Zaballos and Pérez-González, 2011b). This survival ability, and the environment where they live, led Ortuño and Gilgado (2011) to propose a dispersal model for the genus based in hydrochoric mechanisms, that is, helped by water movements, which would partially explain the widespread distribution of some species of the genus. Their diet and feeding habits are also unknown. It is probable that some of the larger and more agile species (e.g., *T. carinata* Serrano and Aguiar, 2006; *T. algarvensis* Coiffait, 1971) could occasionally be predators, as occurs in other endogean Anillini (predation over springtails has been recorded for the genus *Geocharis* by Zaballos, 1990), but the body proportions and slow movements of the majority of the species may suggest detritivory.

*Correspondence to: Sergio Pérez, Departamento de Zoología y Antropología Física, Facultad de Biología, Universidad Complutense de Madrid, Madrid 28040, Spain.
E-mail: sergio.perez@bio.ucm.es

Received 27 November 2012; Revised 19 December 2012; Accepted 20 January 2013

Published online 21 March 2013 in
Wiley Online Library (wileyonlinelibrary.com)
DOI: 10.1002/jmor.20140

PÉREZ-GONZÁLEZ, S. & ZABALLOS, J.P. (2013c) Tarsal tetramery and extreme size reduction in Anillini (Coleoptera, Carabidae, Trechinae): the case of *Typhlocharis* Dieck, 1869; description of three new species and definition of a new intra-generic species group. *Zootaxa*, 3682: 249–269.

Tarsal tetramery and extreme size reduction in Anillini (Coleoptera, Carabidae, Trechinae): the case of *Typhlocharis* Dieck, 1869; description of three new species and definition of a new intra-generic species group

SERGIO PÉREZ-GONZÁLEZ¹ & JUAN P. ZABALLOS²

¹Departamento de Zoología y Antropología Física, Facultad de Biología, Universidad Complutense de Madrid, 28040 Madrid.
E-mails: sergio.perez@bio.ucm.es, zaballos@bio.ucm.es

Abstract

Tarsal tetramery is a rare condition within Carabidae, only found in some members of the endogean tribe Anillini and some cases of Gehringini. Reduction of tarsomere numbers is also reported in endogean members of other families (e.g. Curculionidae or Staphylinidae). Recent fieldwork in southwestern Spain provided specimens of three new species of the endogean Anillini *Typhlocharis* Dieck, 1869: *T. baeturica* n.sp., *T. scrofa* n.sp. and *T. tetramera* n.sp. The new species share extreme body size reduction (less than 1.1 mm), a gula partially fused to the cephalic capsule, with diffuse lateral sutures, and four tarsomeres in all the legs. Tarsal tetramery is recorded for the first time within the genus *Typhlocharis* and it is contrasted with the described cases in Anillini. *Typhlocharis scrofa* n.sp. and *T. tetramera* n.sp. have club-shaped gonocoxites, reminiscent of the unguiform-like morphology observed in *T. quadridentata* (Coiffat, 1969), supporting the hypothesis of a transitional evolution of the shape of gonocoxites. The structure of the gula is studied within the genus and includes wide, narrow and diffuse morphologies. The implications of these features and data from the new species enable us to propose a reorganization of the systematics of the genus, creating and defining a new group of species, *quadridentata* group. An identification key for this species group is included. The new species provides more data on syntopic species and abundance rates, brief insights on the ecology of the genus.

Key words: systematics, tarsal tetramery, gula, morphology, *Typhlocharis*, Iberian Peninsula, new species, *quadridentata* group

Resumen

La tetrameria en los tarsos es una condición rara en Carabidae, solo conocida en algunos miembros de la tribu endógea Anillini y algunos casos en Gehringini. La reducción del número de tarsómeros también se ha documentado en formas endógeas de otras familias (ej. Curculionidae o Staphylinidae). Recientes campañas de muestreo en el suroeste de España han proporcionado ejemplares de tres nuevas especies del Anillini endógeo *Typhlocharis* Dieck, 1869: *T. baeturica* n.sp., *T. scrofa* n.sp. y *T. tetramera* n.sp. Las nuevas especies comparten una extrema reducción del tamaño corporal (menos de 1.1 mm), una gula parcialmente fusionada con la cápsula cefálica, con suturas laterales difusas y cuatro tarsómeros en todas las patas. Este es el primer registro de tetrameria de los tarsos en el género *Typhlocharis* y se compara con los otros casos descritos en Anillini. *Typhlocharis scrofa* n.sp. y *T. tetramera* n.sp. presentan gonocoxitos en forma de maza, recordando la morfología de tipo unguiforme observada en *T. quadridentata* (Coiffat, 1969), apoyando la hipótesis de una evolución gradual de la forma de los gonocoxitos. Se estudia la estructura de la gula en el género, que incluye tres morfologías: ancha, estrecha y difusa. Las implicaciones de estos caracteres y los datos de las nuevas especies nos permiten proponer una reorganización de la sistemática actual del género, creando y definiendo un nuevo grupo de especies, el grupo *quadridentata*. Se incluye una clave de identificación para el grupo. Las nuevas especies ofrecen más datos sobre especies sintópicas y tasas de abundancia, breves indicios sobre la ecología del género.

Palabras clave: sistemática, tetrameria tarsal, gula, morfología, *Typhlocharis*, Península Ibérica, nuevas especies, grupo *quadridentata*

Intraspecific variation in *Typhlocharis* Dieck, 1869 (Coleoptera, Carabidae, Anillini): the case of two new species of the *baetica* group

SERGIO PÉREZ-GONZÁLEZ^{1,2}, JUAN P. ZABALLOS¹ & SAMIR GHANNEM²

¹Departamento de Zoología y Antropología Física, Facultad de Biología, Universidad Complutense de Madrid, Spain. 28040 Madrid

²Université de Carthage, Faculté des Sciences de Bizerte, Laboratoire de Biomonitoring de l'Environnement (L.B.E), Unité d'Hydrobiologie littorale et limnique, Bizerte, Tunisie

¹Corresponding author. E-mail: sergio.perez@bta.ucm.es

Abstract

Two new species of *Typhlocharis* Dieck, 1869 from the southwest of the Iberian Peninsula included in *baetica* species group are described: *T. acutangula* n. sp. and *T. mixta* n. sp. The new species can be easily recognized by the presence of an anterodistal dentiform projection in metatibia (*T. acutangula* sp.n.) and pseudotetramery and a medial tooth in clypeus (*T. mixta* sp.n.), features not observed in any other species of the group, but present in *quadridentata* and *gomezi* groups respectively. An updated key of *baetica* group is provided. The large series of *T. mixta* n. sp. allowed a good study of intraspecific variation, which is detailed and compared within the genus. Implications for the systematics and relations of the *baetica* group are discussed. Intraspecific variations are grouped in four categories: individual variations in shape, size and proportions, alterations in chaetotaxy, asymmetries, and teratologies or malformations. Finally, implications and problems of intraspecific variability for the systematics of the genus are discussed.

Key words: Intraspecific variation, systematic, taxonomy, Iberian Peninsula, *Typhlocharis*, new species, *baetica* group

Introduction

The situation of the genus *Typhlocharis* (Coleoptera, Carabidae, Trechinae, Anillini) is getting more complex. Many new species have been described in the last few years, with the rate of descriptions increasing progressively for the last fifty years and almost exponentially in the last ten years (Zaballos & Pérez-González 2010a). The genus is the most diverse Anillini to date, with 59 known species, grouped in eight morphology-based species groups (Zaballos & Ruiz-Tapiador 1997; Zaballos & Wrase 1998; Pérez-González & Zaballos 2013c).

Typhlocharis is distributed in the Iberian Peninsula (58 species) and the north of Africa (3 species). All the species inhabits endogean environments and are morphologically well adapted for soil-dwelling (Jeannel 1937), but their ecology is mostly unknown, with only some preliminary hypothesis and data on dispersal mechanisms, syntopy and ecological preferences (Ortuño 2000, 2011; Pérez-González & Zaballos 2013a, c).

Scarcity of specimens is a common problem in the study of Anillini, which often have to be described with only one or very few specimens. This circumstance and the conservative morphology of the majority of Anillini genera made difficult or not possible to obtain data about intraspecific variation. *Typhlocharis* is morphologically diverse and for some species large series with up to 100 specimens have been described, but data on intraspecific variation has not been considered in detail.

The few studies that provide data on intraspecific variation showed that this variation may have important implications to the taxonomy of the genus. For example: *Typhlocharis singularis* Serrano & Aguiar, 2000 was described from a single male with an umbilicate series of 4+1 but further sampling provided more specimens, all with umbilicate series of 4+2, turning the holotype into a rare exceptional case within the species (Serrano & Aguiar 2000, 2002). In a recent paper, the study of variation in large series allowed to determinate the vicariant distribution of the populations of *Typhlocharis armata* Coiffait, 1969 and *T. silvanoides* Dieck, 1869 both sides of the Gibraltar strait (Zaballos & Pérez-González 2010b, 2011), reporting a few specimens with asymmetric

ZABALLOS, J.P., ANDÚJAR, C. & PÉREZ-GONZÁLEZ, S. (*in press*) A small carabid for a great entomologist: *Typhlocharis amara*, a new species dedicated to Dr. Fritz Hieke (Coleoptera, Carabidae, Anillini). *Entomologische Blätter und Coleoptera*, 112: XX–XX.

Entomologische Blätter und Coleoptera

Ent. Bl. Cöl. (2016) 112 (1): 001 - 009 ISSN 0013-8835

© Wissenschaftlicher Verlag Peks

A small carabid for a great entomologist: *Typhlocharis amara*, a new species dedicated to Dr. FRITZ HIEKE (Coleoptera, Carabidae, Anillini)

J. P. ZABALLOS, C. ANDÚJAR & S. PEREZ-GONZÁLEZ

Abstract

A new species of the genus *Typhlocharis* DIECK, 1869 is described from the Iberian Peninsula. *Typhlocharis amara* n. sp. The status as new species is supported by the presence of a unique configuration of the abdominal ventral foveae in the female. The distribution of the ventral foveae through the entire genus *Typhlocharis* is discussed, providing a classification of this character into five categories and the character state for each species.

Zusammenfassung

Ein kleiner Carabide für einen großen Entomologen: *Typhlocharis amara*, eine neue Art dediziert für Dr. FRITZ HIEKE (Coleoptera, Carabidae, Anillini). Eine neue Art der Gattung *Typhlocharis* DIECK, 1869 von der Iberischen Halbinsel wird beschrieben. *Typhlocharis amara* n. sp. Ihr Status als neue Art wird unterstützt durch das einzigartige Muster der abdominalen Ventralgruben beim Weibchen. Die Anordnung der Ventralgruben innerhalb der Gattung *Typhlocharis* wird diskutiert. Dieses Merkmal kann in fünf Kategorien klassifiziert werden, wobei der Zustand für jede Art hier angegeben wird.

Key words: Iberian Peninsula, taxonomy, ventral foveae, sexual dimorphism, endogean

Introduction

The genus *Typhlocharis* DIECK, 1869 is the most diverse endogean genus within the family Carabidae, with more than 60 described species (SERRANO & AGUIAR 2014) all of them endemic to the Iberian Peninsula and the north of Africa (Morocco and Tunisia). All *Typhlocharis* species inhabit the soil horizons A and B (ORTUÑO, 2000) and share a lack of eyes and a body shape unique within Carabidae, with depressed rectangular bodies and subrectangular or square shaped pronotum. The majority of *Typhlocharis* species have been discovered and described within the last 30 years (ZABALLOS & PEREZ-GONZÁLEZ 2010), with an important number of contributions recently published by different research teams (SERRANO & AGUIAR 2014, PEREZ-GONZÁLEZ & ZABALLOS 2013a, 2013c, PEREZ-GONZÁLEZ et al 2013, ORTUÑO & GILGADO 2011, ANDÚJAR et al 2010).

The sampling of new localities within the distribution area of the genus has frequently led to the discovery of new populations. Recent samplings in a natural area near Badajoz, Spain, resulted in the discovery of a new population that was unambiguously identified as a new species thanks to the presence of a unique configuration

of the ventral foveae. The ventral fovea is a paired concavity found in the first ventrite of the abdomen (ZABALLOS 1991, ZABALLOS & RUIZ-TAPIADOR 1996), generally present in the females of many species of the genus but absent or only shallowly marked in the males, with the only exception of *T. matiasi* ZABALLOS & BANDA, 2001. In this work we present the description of the new species and discuss the characteristics and distribution of the ventral foveae through the genus, providing a classification of this character into five categories and the character state for each species.

Material and methods

The material was collected during a field campaign in March, 2014, three kilometers northwest of the city of Badajoz. A soil sample was taken from a low slope and floated according to an optimized version of the method of soil washing (NORMAND 1911). The resulting residue was processed with a Berlese apparatus (BERLESE 1905) and the collected material was examined through a

